

INRA
N°5 - 1991
Les Dossiers
La forêt
et le bois
Recherches

La forêt et le bois

Illustration de couverture : M. Pitsch

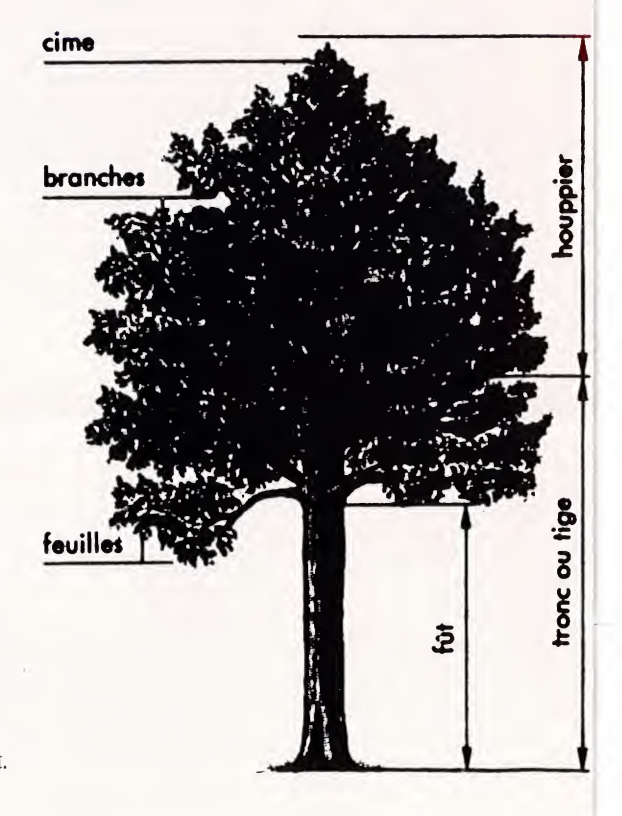
Directeur de la publication : Marie-Françoise Chevallier-Le Guyader
Responsable de l'INRA Mensuel : Denise Grail
P.A.O : Pascale Inzérillo / Secrétariat : Marie-Ange Litadier-Dossou
Photothèque INRA : Jacqueline Nioré et Radidja Ilami.
INRA, Direction de l'information et de la communication (DIC),
147, rue de l'Université, 75341 Paris Cedex 07. Tél : (1) 42 75 90 00.
Maquette : Philippe Dubois - éditions Chourgnoz
Imprimerie : AGIC IMPRIMERIE
ISSN 1156-1653. Numéro de commission paritaire : 1799 ADEP

Ce dossier a été réalisé, sous la direction scientifique de Yves Birot
avec la participation rédactionnelle de Michèle Troizier, Yves Roger-Machart.



Guyane. Photo : Jean-Marie Chourgnoz

L'inventaire forestier national recense 66 espèces forestières autochtones, mais quatre essences feuillues (chêne rouvre, chêne pédonculé, hêtre, peuplier) et quatre résineuses (sapin, épicéa, pin sylvestre, pin maritime) constituent 90% de nos peuplements forestiers. Par ailleurs, 16 essences, introduites à des époques plus ou moins lointaines, sont venues enrichir cette flore : robinier, pin noir d'Autriche, douglas, ...

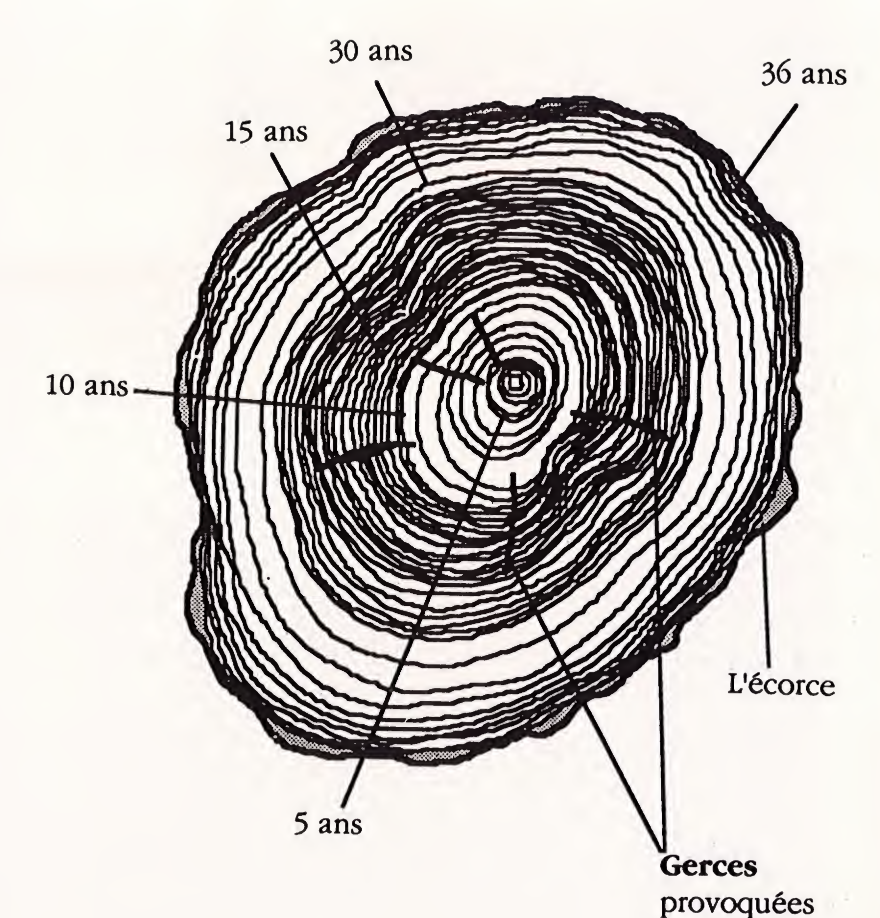


Forêt et filière bois sont des préoccupations économiques, écologiques, sociologiques et politiques de premier plan.

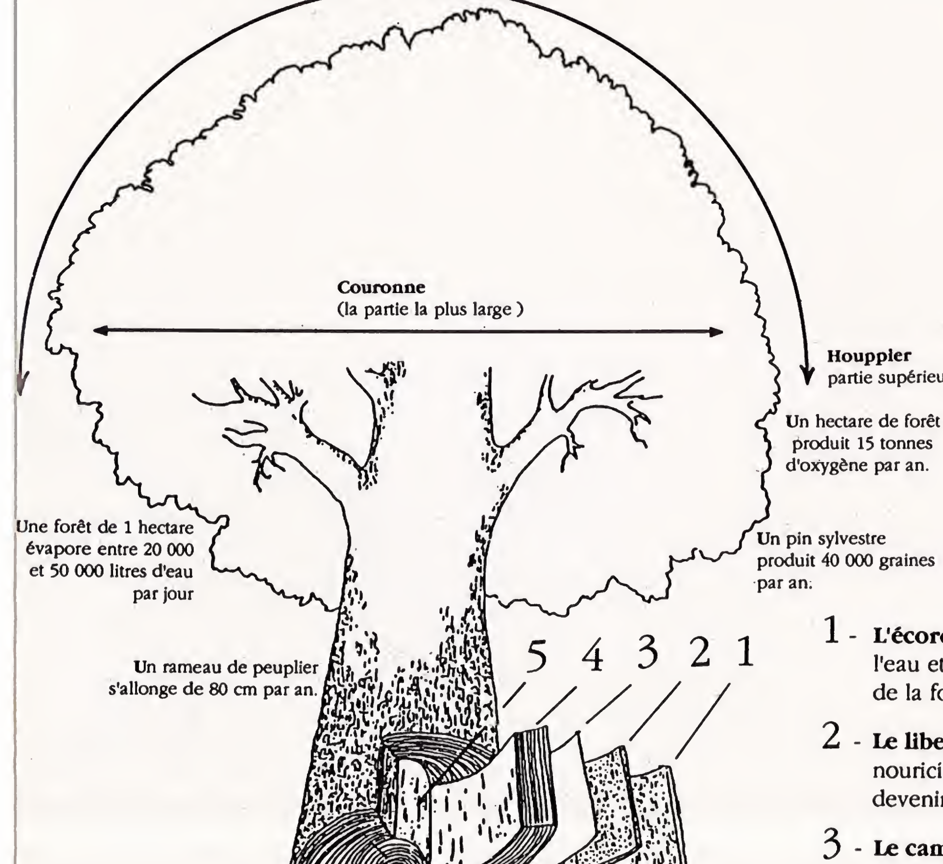
Ce dossier sans être exhaustif illustre quelques aspects marquants des recherches conduites à l'INRA sur ce thème.

Souhaitons que ces documents permettent au lecteur, qu'il soit ou non amoureux de la forêt, de mesurer l'ampleur des problèmes posés, le très grand intérêt scientifique que représentent la forêt et le bois, ainsi que l'importance des retombées des recherches pour la gestion forestière.

De profonds remerciements à tous ceux, chercheurs et photographes, qui ont permis de réaliser ce dossier.



Cernes
Cercles concentriques sur une section d'arbre ; le nombre indique l'âge de l'arbre ; un cerne correspond à une année. L'espace différent entre deux cernes est provoqué par le climat, l'âge, et la sylviculture



1 - **L'écorce** protège l'arbre de l'eau et des insectes ainsi que de la forte chaleur et du froid.

2 - **Le liber** transporte la sève nouricière. Ses cellules vont devenir une partie de l'écorce.

3 - **Le cambium** (généralement une seule couche de cellules) est la couche de croissance en épaisseur.

4 - **L'aubier** assure la circulation de la sève brute (eau et sels minéraux) des racines aux feuilles.

5 - **Le bois de cœur** est le soutien de l'arbre. Ses tissus ne sont pas mort mais inactifs.



La forêt et le bois
Recherches

La forêt et la filière bois françaises
En quelques chiffres

La forêt française est la plus vaste d'Europe mais aussi la plus diversifiée au plan écologique : avec près de 15 millions d'hectares, elle couvre plus de 25 % du territoire français, 25 % de la surface forestière des douze pays de la CEE (mais 34 % de ses forêts productives). À dominante feuillue (62 % : chênes, hêtres, peupliers), elle appartient pour 71 % à des propriétaires privés, pour 10 % à l'État (forêts domaniales) et pour le reste aux collectivités (communes).



Forêt de hêtres.
Photo : M. Pitsch.

Pin sylvestre.
Photo : J. Timbal.

La forêt et la filière bois françaises

Situation actuelle et perspectives dans le contexte européen

Depuis la fin du 18ème siècle, sa surface a presque doublé par suite d'une colonisation forestière naturelle des terres abandonnées par l'agriculture et d'une politique volontariste de reboisement : 2 millions d'ha reboisés dans les 40 dernières années avec l'aide du fonds forestier national. La structure des peuplements forestiers est encore loin d'être optimale puisque les taillis occupent encore 2,5 millions d'ha et les taillis sous futaie 4 millions d'ha.

La forêt française remplit trois missions :
- production de bois et produits divers (environ 9 millions d'ha de forêts productives) ;
- protection (érosion, avalanches, fixation des dunes, biotope de refuge pour la faune et la flore) ;
- "sociale" (accueil du public, paysage).

Une source de matière première et de matériaux renouvelables dans un espace européen déficitaire

Le volume de bois sur pied représente 1,8 milliards de m^3 tandis que l'accroissement est de 68,6 millions de m^3/an, soit en moyenne : 4,5 m^3/ ha/an. Cette productivité, relativement faible (RFA : 6,4 m^3/ha/an) peut encore être significativement améliorée. Grâce aux reboisements cités plus haut, la production (et aussi la productivité) va s'accroître notablement dans les décennies à venir, notamment pour les bois résineux.

La récolte annuelle de bois atteint 115 millions de m^3 pour la CEE dont 33,4 pour la France premier producteur. La récolte française se répartit comme suit (en millions de m^3) :
- bois d'oeuvre (sciage, placage), feuillus : 8,8 (= 54 % de la production CEE) ; résineux : 11,6 ;
- bois d'industrie (pâte, panneaux) : 10,3 ;
- bois de feu : 2,7 (on estime à 10 millions de m^3 supplémentaires le bois de feu autoconsommé).

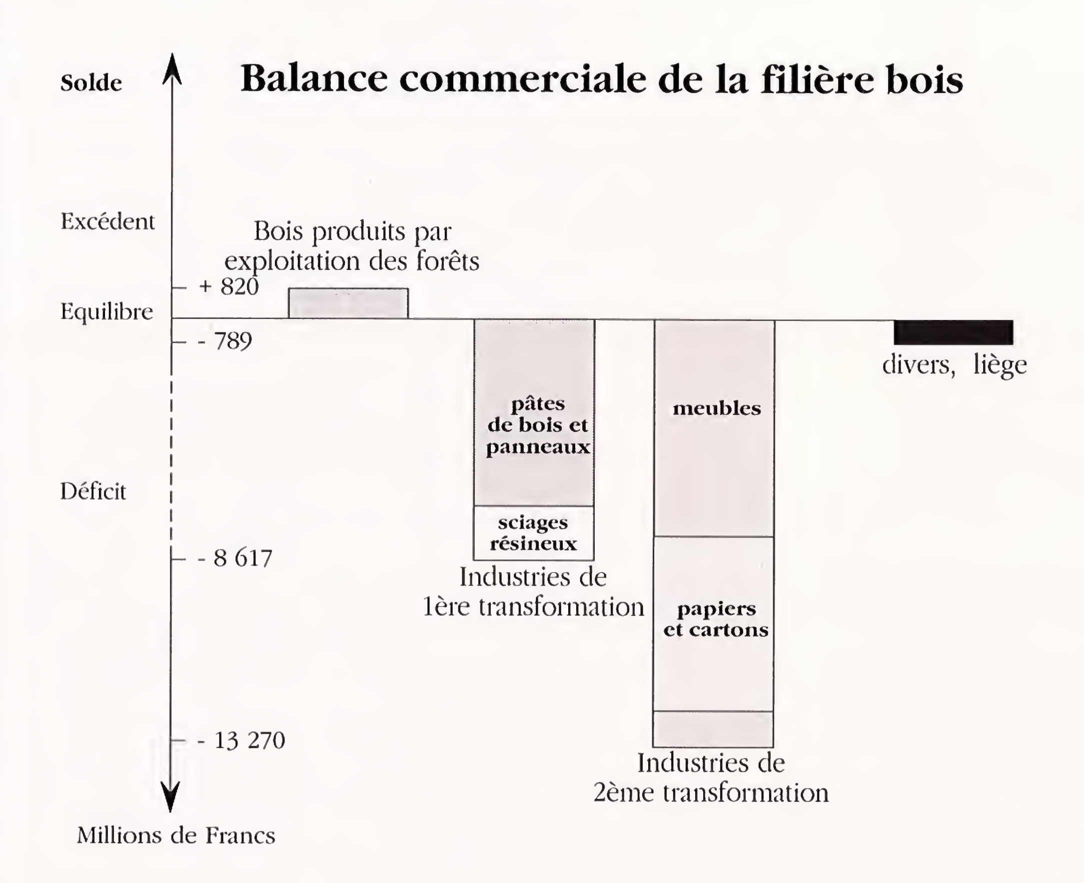
Le taux de récolte par rapport à l'accroissement biologique pourrait être facilement augmenté si la demande industrielle était accrue.

Chaque français consomme annuellement un peu plus de 1 m^3 de bois (chiffre très inférieur aux américains et aux scandinaves), qui se distribuent comme suit : papier carton (38 %), bâtiment (20 %), chauffage (18 %) produits divers de travail du bois (7,5 %), ameublement (7,5 %), industrie textile (2 %), divers (10,2 %).

La consommation annuelle française est d'environ 60 millions de m^3 (dont 10 sont recyclés), 23 (ou leur équivalent) sont importés, tandis que 11 (ou leur équivalent) sont exportés. Par comparaison , la consommation annuelle de la CEE est de 240 millions de m^3 et tous les indicateurs montrent que le déficit en volume (différence entre la récolte et la consommation) ira croissant au rythme de 4 % par an environ.

Compte tenu de ses potentialités naturelles, la France est bien placée pour augmenter sa production notamment de bois d'oeuvre. Il faut savoir que le bois d'oeuvre "paie" : sa valeur sur pied représente 40 % du prix de revient des produits du bois issus de la première transformation contre 4 % pour le bois d'industrie (pâte, panneaux). Il faut augmenter la ressource en bois de qualité (notamment feuillus) dans un contexte de déclin des bois tropicaux et de la montée en puissance de pays producteurs de résineux bas de gamme (Chili, Brésil, Nouvelle Zélande).

Il faut savoir également que le marché international de bois d'oeuvre vient au 5ème rang mondial, après le pétrole et les produits raffinés dérivés, l'automobile, les machines outils, mais avant les céréales, le cacao, le café et le sucre.



Atouts et handicaps de la filière bois française

La filière bois emploie 550.000 personnes (2,6 % de la population active), dont 8 % pour la sylviculture et l'exploitation forestière, 7 % pour la première transformation (bois 5 %, pâte et panneaux 2 %) et 85 % pour la deuxième transformation (bois : 65 %, papier : 20 %). Elle contribue à 2 % environ du Produit Intérieur Brut et à 2 % de la valeur ajoutée nationale. Un franc de bois sur pied aboutit à 4 F. de produits de première transformation et 28 F. de produits de deuxième transformation.

Avec 22 milliards de francs en 1988, le déficit de la balance commerciale française pour le bois et les produits dérivés constitue le deuxième poste après les produits pétroliers. Il faut noter qu'à la différence de la plupart des productions agricoles, le bois et dérivés ne font l'objet d'aucun règlement CEE et sont donc soumis aux cours mondiaux : il n'y a pas de "politique forestière" CEE. L'essentiel (82 %) du déficit de la balance commerciale de la filière bois française se situe au niveau des industries de seconde transformation : meuble, papier, et de première transformation : pâte à papier, panneaux dans une moindre mesure, sciages résineux (ils représentent encore 10 % du déficit en valeur, et en volume l'équivalent est de 3 millions de m^3 environ). Cette situation provient d'un secteur industriel parfois encore vétuste, insuffisamment organisé et développé aux plans quantitatif et qualitatif.

En conclusion

Compte tenu de ses potentialités naturelles et de sa capacité à une production diversifiée au plan des essences et des produits, la France possède de sérieux atouts dans la CEE. Les investisseurs industriels et notamment les investisseurs étrangers du Nord et du Sud ne s'y sont pas trompés : dans les deux dernières années les investissements dans l'industrie du bois ont été plus importants que dans les 15 années précédentes.

Le développement harmonieux de la forêt et de la filière bois françaises suppose une poursuite simultanée de l'effort de développement et de modernisation de l'appareil industriel ainsi qu'une amélioration quantitative et qualitative de la sylviculture et de la production.

Yves Birot
Chef du département des recherches forestières

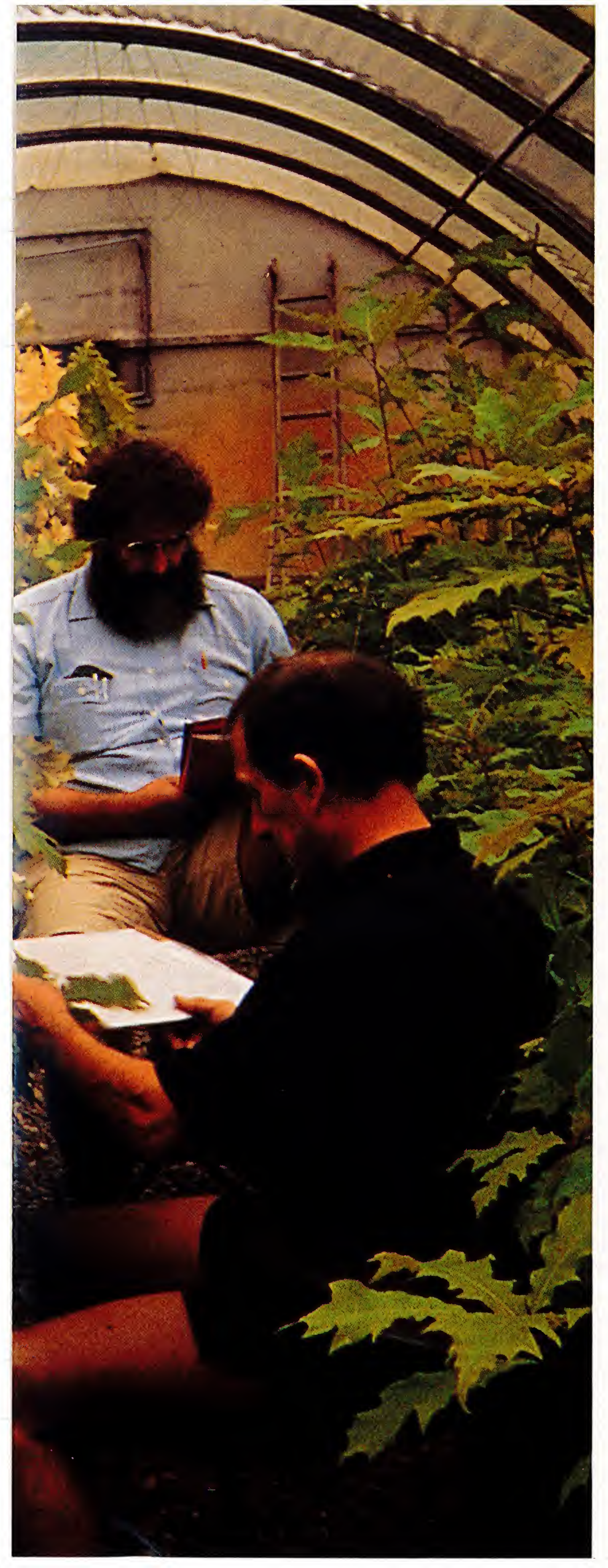
Pour en savoir plus :

Économie de la forêt et offre du bois

L'économie de la forêt et du bois tient en France depuis une vingtaine d'années une place importante.
C'est ainsi qu'on s'est un moment ému de coupes rases ou de certains tracés d'autoroutes. C'est ainsi qu'on a pensé et dit un moment que le bois allait contribuer à régler la crise énergétique. C'est ainsi que la presse s'est fait régulièrement l'écho des difficultés de la filière-bois, du déficit commercial de ce secteur.
Aujourd'hui, cet intérêt n'a certes pas diminué même si les sujets d'attention se sont quelque peu déplacés. Les feux de forêt méditerranéens continuent d'alimenter la chronique estivale. Mais (et ce n'est plus nouveau) on fait désormais un large état des mouvements de concentration financière des entreprises, on commente longuement les prises de participation étrangères dans l'industrie des pâtes et papiers. Et dans le même temps, on s'interroge aussi sur la disponibilité d'une ressource en augmentation mais insuffisamment valorisée et l'on s'inquiète des conséquences pour la production de bois et pour l'environnement des fameuses "pluies acides".
La perspective d'arrivée en production des boisements a en tout cas ranimé chez les décideurs forestiers le souci de disposer d'éléments permettant d'assurer une meilleure adéquation entre offre et demande de produits forestiers. Alors que vers 1970, on craignait de manquer de bois, aujourd'hui on craint plutôt d'en avoir trop et de n'être pas suffisamment armé face aux compétiteurs internationaux pour le transformer de la façon la plus utile à l'économie nationale. On parle donc toujours beaucoup de la forêt, de sa gestion, des produits qu'on s'y procure et des usages dont elle fait l'objet.
Cette activité des questions forestières suscite depuis quelques années un renouveau des travaux méthodologiques, dans un champ scientifique qui forme une thématique d'ensemble sur laquelle se rencontrent et s'entrecroisent divers concepts, diverses problématiques.
De ces différentes approches, ce double numéro des Cahiers fournit des illustrations. Il y est traité des sujets aussi variés que la place des espaces boisés dans l'évolution des systèmes de production agricole, l'application du calcul économique aux décisions de gestion forestière, l'analyse en termes de patrimoine ou encore la modélisation de l'offre et de la demande de bois.
INRA Économie et sociologie rurales. Cahiers ESR, n° 15-16, 2ème-3ème trim. 1990, 224 pages, 150 F.

• "La forêt" sous la direction de J. Gadant.
In : "Le grand atlas de la France rurale", INRA-SCEES-J. P. de Monza, sous la direction d'A. Brun. 1989, pp. 347-396.





Les recherches

La forêt et la filière bois françaises croissent et continueront à le faire dans les années qui viennent.
Dans ce contexte, les recherches forestières ont pour objectif de dégager les connaissances de base, applicables à une gestion forestière soucieuse de combiner l'amélioration en quantité et en qualité de la production ligneuse avec le respect des grands équilibres écologiques.

Mesure de croissance du chêne rouge (Bordeaux) dans une expérience d'écophysiologie.
Photo : J. Timbal.

Les recherches

À coté de laboratoires universitaires ou du CNRS associés ou non à l'INRA, de plus en plus nombreux à travailler sur l'arbre ou l'écosystème forestier, la recherche forestière publique est concentrée sur **quelques organismes** : le centre technique forestier tropical (département du CIRAD) pour les forêts tropicales, le CEMAGREF avec son département Forêt, et enfin l'INRA avec son département des recherches forestières.

Au sein de l'INRA ce département présente la particularité d'être transversal, en ce sens qu'il est axé sur un milieu et une filière. De ce fait, les disciplines scientifiques couvertes sont nombreuses ; certains thèmes s'apparentent à ceux du secteur végétal, d'autres à ceux du milieu physique tandis que d'autres enfin sont plus originaux. Cette **pluridisciplinarité**, malgré la difficulté de sa gestion, constitue un atout dans la mesure où la solution d'un problème passe souvent par la mise en oeuvre conjointe de plusieurs spécialistes.



Épandage manuel de calcaire magnésien dans une expérience de fertilisation.
Photo : M. Adrian.

Le département des recherches forestières présente aussi l'originalité d'être structuré et de fonctionner selon des **programmes scientifiques** centrés sur une même discipline ou sur un même groupe de disciplines. Ces programmes d'importance variable, par le nombre des chercheurs impliqués, sont placés sous la responsabilité scientifique d'un animateur qui reçoit large délégation du chef de département pour tout ce qui concerne le pilotage de son programme : orientation, recrutement, suivi des laboratoires, coopération internationale, élaboration de projets, actions d'intervention programmée,... Ces programmes sont nationaux et impliquent souvent des laboratoires implantés dans des centres différents. **Toute l'activité scientifique du département se trouve donc ainsi organisée en programmes.**

Chaque programme est assorti d'un **comité scientifique d'évaluation** et de suivi, composé en majorité de personnalités extérieures au département ou à l'INRA et même de chercheurs étrangers. Le rôle de ces comités est d'apprécier la pertinence des objectifs et des orientations scientifiques du programme, des approches et des méthodologies mises en oeuvre, de la qualité des résultats.

Toutefois, certaines actions de recherche menées à l'INRA concernant l'arbre ou la forêt **ne relèvent pas du département des recherches forestières**, par exemple : télédétection forestière, chimie du bois, économie forestière, action des polluants sur les arbres... D'autres thématiques, plus "transversales", sont abordées par d'autres organismes, par exemple : l'hydrologie, les techniques de pépinière et de reboisement sont de la compétence du CEMAGREF.

Les **collaborations scientifiques** des laboratoires du département avec des partenaires de l'INRA et hors de l'INRA sont très nombreuses dans le cadre de structures formelles (2 laboratoires associés, ENGREF, CNRS ; 2 groupements d'intérêt scientifique, GIS ; 1 groupement scientifique), ou non formelles : AIP ou autres. Enfin la coopération scientifique internationale constitue un volet majeur, absolument vital, des activités du département, dans la mesure où la plupart de nos homologues se trouvent hors de nos frontières.

Les **effectifs** du département des recherches forestières sont de **290 personnes** : 84 scientifiques (y compris les agents scientifiques contractuels), 47 ingénieurs et assistants ingénieurs, 134 techniciens, 25 administratifs. Les laboratoires sont dans les centres suivants : Nancy, Orléans, Bordeaux, Avignon, Antilles-Guyane. Leur activité est appuyée par des unités expérimentales responsables de l'expérimentation de terrain : Nancy, Orléans, Cadouin, le Ruscas. On notera que le réseau expérimental des seuls améliorateurs forestiers occupe plus de 2000 ha répartis sur l'ensemble du territoire national, soit environ 2 millions d'arbres qui font l'objet d'un suivi individuel.

Le **budget** (soutien de base reconductible) est de 8 millions de F., abondé par des ressources extérieures d'un montant annuellement variable, lesquelles, pour de nombreux laboratoires constituent l'essentiel des moyens de fonctionnement et d'équipement.

Yves Birot

Pour en savoir plus :

- Département des recherches forestières : programmes, laboratoires, unités expérimentales, INRA, 1991, 35 fiches français-anglais.

- Revue analytique des publications INRA, département des recherches forestières, annuelle.

- Annales des sciences forestières, revue internationale INRA, éditée par Elsevier, rédacteur en chef G. Aussenac.

- Quelques thèmes de recherche sur ... la forêt et le bois, INRA DIC, 1991, dossier de fiches.

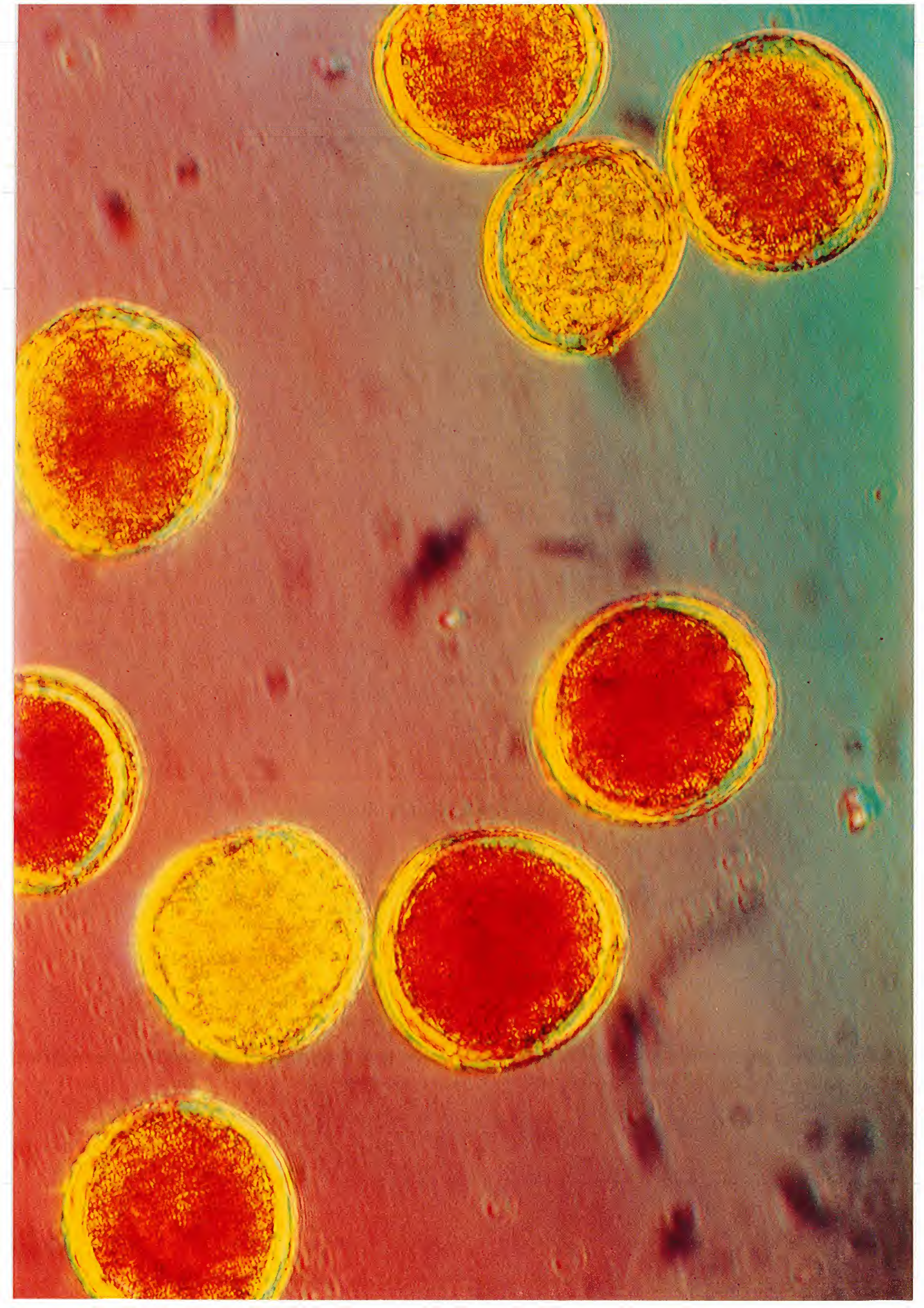
Programmes et responsables	Objectifs	Thèmes
Ecologie et écophysiologie *G. Aussenac* Nancy	Adéquation du matériel végétal à son environnement : aspects pédoclimatiques et sylvicoles.	Analyse des grandes fonctions : photosynthèse, transpiration, alimentation hydrique et nutrition minérale aux niveaux : cellulaires, organes, arbres et peuplements.
Microbiologie des sols forestiers : mycorhizes *F. Le Tacon* Nancy	Maîtrise des symbioses ectomycorhiziennes en pépinière et en forêt.	Ecologie et physiologie de l'interaction arbre x champignon : aspects biochimiques et moléculaires.
Cycles biogéochimiques et fonctionnement des sols forestiers *M. Bonneau* Nancy	Maintien à long terme de la fertilité des sols en forêt.	Connaissance et contrôle des cycles biologiques, biogéochimiques en forêt : processus chimiques et physico-chimiques du fonctionnement des sols.
Génétique et amélioration des arbres forestiers *E. Teissier du Cros* Avignon	Gestion à long terme, utilisation et conservation des ressources génétiques et de leur diversité, création de variétés améliorées.	Génétique et amélioration des arbres forestiers : aspects quantitatifs, biochimiques et moléculaires.
Physiologie du développement *M. Bonnet-Masimbert* Orléans	Maîtrise de la reproduction sexuée et végétative, développement des biotechnologies en relation avec l'amélioration génétique.	Physiologie du développement : bases biochimiques, cellulaires et moléculaires.
Croissance des arbres et des peuplements forestiers *J. Bouchon* Nancy	Optimisation de la conduite des peuplements : croissance et production.	Analyse des processus de croissance de l'arbre et des peuplements ; simulation et modélisation.
Régénération et enrichissement des forêts tropicales *R. Huc* Kourou	Sylviculture "patrimoniale" des forêts tropicales humides naturelles : maîtrise de la régénération et de la conduite des peuplements.	Dynamique de systèmes forestiers complexes et écophysiologie des essences précieuses.
Qualités des bois *G. Nepveu* Nancy	Maîtrise de la qualité des bois.	Analyse des facteurs contrôlant la variabilité des propriétés de base du bois et de leurs relations avec leur aptitude aux transformations industrielles.
Pathologie forestière *C. Delatour* Nancy	Protection des forêts contre les maladies.	Biologie des champignons et bactéries ; interactions hôtes parasites et recherches de résistance.
Relations arbres-insectes ; populations d'insectes et peuplements forestiers *J. Levieux* - Orléans *P. du Merle* - Avignon	Protection des forêts contre les insectes ravageurs.	Relations insectes x arbres et relations populations d'insectes et peuplements forestiers.
Protection des forêts contre les incendies *H. Oswald* Avignon	Protection des forêts contre l'incendie.	Analyse et prévision du comportement du feu dans les couverts végétaux ; mise au point des méthodes de traitement des milieux en vue de réduire le risque d'incendie.

Il existe également un programme inter-organismes de recherche "Dépérissement des forêts attribué à la pollution atmosphérique" (Deforpa) dont *G. Landmann* (Nancy) est responsable ; il se termine en 1991.

Ressources génétiques des arbres forestiers

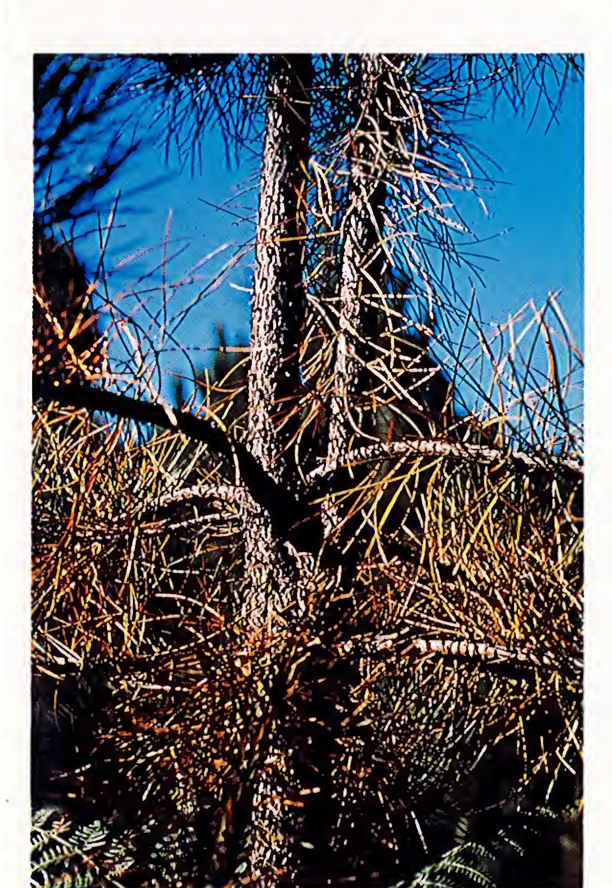
Au cours de plusieurs millénaires de domestication, l'homme a profondément modifié le patrimoine génétique des plantes cultivées et des animaux de ferme. En revanche, bien qu'il ait contribué, au cours de ses migrations et de ses découvertes, au déplacement des essences forestières, il n'a commencé que récemment, quelques décennies au plus, à en façonner certaines pour répondre à ses besoins. À cette fin, il peut s'appuyer sur les réserves considérables, pas encore toutes connues, de variabilité génétique, disponibles à l'intérieur de vastes aires de répartition des arbres forestiers.

Pollen de sapin de douglas. Test de viabilité au trétrazolium. Seuls les grains rouges sont vivants. Photo : Marc Bonnet-Masimbert.



Ressources génétiques des arbres forestiers

En France, l'amélioration par voie génétique des espèces forestières a schématiquement trois catégories d'objectifs :
• permettre l'établissement ou le rétablissement dans des zones difficiles d'un **manteau boisé pérenne**, et si possible productif, grâce à l'utilisation d'un matériel végétal approprié ; entrent notamment dans ce cadre les programmes qui concernent les forêts de protection en région méditerranéenne (cèdres, sapins, cyprès) en montagne (pins, épicéas, sapins) ou sur sols hydromorphes (hybrides de peupliers). Ces recherches attachent une importance primordiale aux caractères **d'adaptation au milieu** ; en effet, le milieu forestier est peu artificialisé et les arbres doivent faire face à des facteurs limitants et aux aléas climatiques sur plusieurs décennies : les dégâts des basses températures de l'hiver 1985 sur les provenances portugaises de pin maritime et sur certains eucalyptus en sont une illustration spectaculaire ;
• augmenter la **rentabilité** des spéculations forestières en mettant à la disposition des forestiers des variétés améliorées. Ces variétés doivent être **bien adaptées** à leur lieu de culture, productives, peu sensibles aux maladies et ravageurs et donner un bois de qualité. Les caractères soumis à l'amélioration et le poids relatif qui leur est accordé dépendent du type de produit recherché. La pâte à papier (eucalyptus) et l'ébénisterie (chênes et merisier) constituant des exemples extrêmes ; la nature de la variété (obtenue par graine ou par voie végétative) dépend de la biologie de l'espèce, de son importance économique et du plus ou moins grand degré d'urgence exprimé par le secteur utilisateur ;
• gérer rationnellement les **ressources génétiques des espèces forestières** ; cette gestion intéresse les sylviculteurs, demandeurs de règles pratiques pour la régénération des peuplements de nos grandes essences indigènes : qualité et nombre de semenciers à conserver à l'hectare en cas de régénération naturelle, critères pour décider d'une régénération par voie artificielle. Elle concerne aussi la conservation de ces ressources, car l'activité d'amélioration génétique ne se poursuivra efficacement sur le long terme, quelles que soient les évolutions du contexte socio-économique, que si des ressources génétiques adéquates restent disponibles.



La fourchaison : un défaut grave contre-sélectionné chez de nombreux conifères, ici le pin Laricio de Corse.
Photo : C. Bastien.

Notre pays offre des conditions de sols et de climats très variées. Par ailleurs, les diverses catégories de propriétaires, État, collectivités locales, particuliers, ont des objectifs de gestion forestière différents. Il en résulte la nécessité pour nos forestiers de recourir à une **large gamme d'espèces**, incluant de surcroît de nombreuses essences exotiques en raison de l'appauvrissement causé à notre flore autochtone par les dernières glaciations. En conséquence, des travaux d'amélioration sont poursuivis par l'INRA sur plus de **quarante espèces**, dont près de vingt de manière intensive.

Recherches en amélioration génétique

L'activité scientifique de l'INRA dans le domaine de l'amélioration génétique des arbres forestiers va de la mise au point de méthodologie à la création variétale incluse, en passant par la réunion et la conduite des populations d'amélioration. Elle se répartit entre les cinq thèmes principaux suivants : variabilité génétique inter et intra-spécifique, variabilité génétique individuelle, hybridation, marquage du génome, conservation et gestion des ressources génétiques.

Les particularités des arbres forestiers conduisent à développer des thématiques originales dont voici quelques exemples :
• variabilité à l'intérieur d'une espèce et entre espèces : recherche dans l'aire naturelle des espèces des lois de variation des principaux caractères en fonction des paramètres du milieu, comme par exemple la diminution de la vigueur des provenances de Douglas avec l'altitude ; évaluation de la stabilité des populations dans l'espace et dans le temps pour les caractères économiquement importants ; recherche des bases physiologiques et génétiques de certains caractères (exemple : résistance à la sécheresse du pin maritime) ;
• variabilité individuelle : par nécessité, l'évaluation des génotypes d'arbres forestiers a lieu sur un tout petit nombre de générations, trois au maximum dans le cas le plus avancé (pin maritime), et les caractères d'importance économique sont souvent liés par des corrélations génétiques défavorables, comme par exemple une forte croissance et une faible densité du bois chez l'épicéa commun. En résulte le développement des techniques de sélection multicaractères sur indices. Pour raccourcir

Pour en savoir plus :

Amélioration génétique des arbres forestiers. "Revue Forestière française", n° spécial, 1986, vol 38, 288 p.

Les ressources génétiques forestières en France, tome 1 : les conifères, ouvrage collectif préparé sous la direction de M. Arbez, INRA-BRG. 1987, 236 p.

P. Allemand - Espèces exotiques utilisables pour la reconstitution du couvert végétal en région méditerranéenne. Bilan des arboretums forestiers d'élimination. INRA Éditions, 1989, 150 p.

les cycles d'amélioration, des prédicteurs précoces sont recherchés pour les caractères les plus importants au stade adulte : croissance, qualité du bois, résistance aux ravageurs ;

• hybridation : création d'hybrides offrant à la fois une forte croissance par effet d'hétérosis [1] et possédant les caractères favorables des deux parents (mélèzes) ; recherche de méthodes permettant de lever les barrières d'incompatibilité existant entre certaines espèces : croisement d'hybrides, sauvetage d'embryons (peupliers) ; recherches sur la multiplication en masse des hybrides créés (mélèzes, noyers) ;

• marquage du génome : étude de la variabilité naturelle à l'aide de différents types de marqueurs génétiques, (terpènes, isozymes, protéines de réserve, polyphénols, fragments d'ADN) ; étude des régimes de reproduction en peuplements forestiers et en vergers à graines ;

• gestion des ressources génétiques : établissement de règles de conservation des ressources génétiques de quelques espèces majeures, réunion et sauvegarde de pools génétiques très larges pour plusieurs espèces exotiques ; évaluation des conséquences des apparentements sur l'évolution de la consanguinité au fil des générations d'amélioration.

[1] phénomène d'accroissement de la vigueur d'un hybride par rapport aux lignées, variétés, espèces, ... dont il provient par croisement.



Photo : Christian Slagmulder.

Il faut souligner le fait que les améliorateurs forestiers de l'INRA ont créé en 25 ans **un réseau expérimental de plus de 2000 hectares**, réparti sur tout le territoire national. Plusieurs dizaines de milliers d'"entrées génétiques", populations, familles et clones, sont en cours d'évaluation dans ce réseau qui s'étend constamment. Ce véritable **laboratoire en forêt** est une source irremplaçable d'informations aussi bien pour les améliorateurs que pour les chercheurs d'autres disciplines. En outre, la nécessité de structurer et de conserver les informations relatives au matériel végétal en test ont conduit au développement de bases de données spécifiques.

Cette activité scientifique est conduite en étroite collaboration avec d'autres équipes nationales, notamment du département des recherches forestières de l'INRA : physiologie du développement, qualité des bois, pathologie et zoologie forestière, ... Des coopérations fructueuses existent également avec plusieurs instituts de recherche étrangers de Suède, Allemagne, Belgique, Pologne, et USA, pour ne citer que les principales.

Quelques résultats

Les connaissances accumulées par l'INRA sont à la base des règles nationales d'approvisionnement en graines forestières établies par la section "Arbres Forestiers" du comité technique permanent de la sélection et traduites en dispositions règlementaires par le ministère de l'Agriculture et de la Forêt. Au cours des quinze dernières années, la qualité génétique des semences utilisées dans les pépinières forestières françaises s'est nettement accrue.



Arboretum en méditerrannée.
Photo : P. Allemand.

En matière de création variétale, un financement continu du fonds forestier national permet à l'INRA de contribuer depuis une quinzaine d'années, en fournissant méthodologies et matériel végétal sélectionné, à l'installation des 750 hectares environ de vergers à graines nationaux, pour une dizaine d'espèces majeures. Ces vergers à graines, dont l'installation est confiée au CEMAGREF, sont des plantations forestières particulières dans lesquelles des génotypes sélectionnés produisent en masse les semences améliorées. Les premiers de ces vergers entrent actuellement en production. Par rapport aux matériels forestiers de reproduction utilisés actuellement, ces vergers devraient apporter un supplément de croissance de 10 à 30 % selon les cas, assorti de gains génétiques sur d'autres caractères comme la tardiveté du débourrement végétatif [2] ou la forme du fût. Soulignons aussi que, grâce à la coopération entre l'INRA et le CEMAGREF, 40 peuplements forestiers et vergers à graines français, couvrant 650 hectares ont été inscrits récemment dans la catégorie des matériels de base contrôlés. Des variétés clonales INRA sont aussi en préparation. Cinq clones d'hybrides *Populus tremula x P. alba* sont en test officiel d'homologation. Une quarantaine de clones de merisier sélectionnés phénotypiquement sont multipliés commercialement, dont 20% par culture *in vitro*. De nombreux clones d'épicéa, de peuplier,... sont également en cours de testage.

[2] Moment d'entrée en végétation au printemps ; un débourrement tardif confère une plus grande résistance au gel de printemps.

Enfin, l'INRA joue un rôle majeur dans la conservation et la gestion des ressources génétiques forestières. Pour quelques essences autochtones pilotes, hêtre, sapin pectiné, des règles de conservation *in situ* sont en cours d'établissement en coopération avec le CEMAGREF et l'ONF. Une vaste étude de la diversité génétique de nos chênes autochtones a été entreprise récemment. Pour plusieurs essences exotiques, des pools génétiques importants sont constitués et gérés en vue de leur conservation à long terme : douglas, mélèze de plaine, chêne rouge d'Amérique.

Bernard Roman-Amat

Principales espèces forestières
faisant l'objet d'un programme d'amélioration par l'INRA (variabilité inter-espèces, création variétale).

Résineux :
douglas, épicéa commun, mélèzes Europe & hybride, pins laricio, maritime, sylvestre, contorta, d'Alep, Brutia, Eldarica, noir d'Autriche ; cèdres de l'atlas, du Liban ; épicéa de Sitka ; sapins pectiné, de Nordmann, de Céphalonie, noble, de Vancouver ; cyprès toujours vert, de l'Arizona ; thuya géant ; cryptoméria du Japon.

Feuillus :
chêne rouge, chênes rouvre & pédonculé, merisier, peupliers noirs & baumiers, peuplier blanc, hêtres, Nothofagus ; cerisier à grappes ; noyers commun et noir ; aulnes glutineux, rouge, cordé, incana ; tulipier de Virginie ; érable sycomore.

Floraison, multiplication végétative, biotechnologies

Rechercher l'amélioration des espèces forestières conduit à tenter de disposer, souvent simultanément, du même individu (clone) dans un état jeune, propre à sa multiplication végétative et dans un état mature lui permettant de fleurir ; afin d'étudier ses capacités à transmettre à sa descendance les propriétés qui lui ont valu d'être sélectionné.
Dans tous les cas, il s'agit de faire exprimer à cet individu une capacité d'organogenèse particulière : bourgeonnement ou formation de racines *in vitro*, enracinement de boutures, formation de bourgeons à fleurs...
Avec le développement des biotechnologies, de nouvelles capacités organogènes sont mises en jeu : formation d'embryons somatiques [1], régénération d'individus complets à partir de cellules ou de protoplastes génétiquement transformés.

[1] Embryons somatiques : résultant de multiplication végétative.

Fleur femelle d'épicéa.
Photo : Marc Bonnet-Masimbert.



Floraison, multiplication végétative, biotechnologies

Pour répondre à ces objectifs s'est développé à la station d'amélioration des arbres forestiers de l'INRA d'Orléans un programme qui vise à maîtriser ces phénomènes d'organogenèse grâce à une meilleure compréhension des mécanismes en cause. Dans bien des cas cette recherche d'explications passe par l'utilisation d'outils biochimiques. Bien entendu, les réalisations concrètes sont au fur et à mesure exploitées par les améliorateurs : par exemple, micropropagation en masse de 250 clones de merisiers sélectionnés en forêt ou induction de la floraison sur de jeunes clones de sapin de douglas. L'ensemble de ce travail est effectué, tant au niveau des espèces qu'au niveau des thèmes de recherches, en étroite collaboration avec des groupes français (l'INRA, l'Université) et étrangers (Allemagne, Italie, Suède, Pologne, Canada, USA, ...).

Pour illustrer cette démarche, nous prendrons quelques exemples.

Embryogenèse somatique chez le noyer

Tout récemment, à Orléans, à partir d'embryons zygotiques [2] extraits de noix avant leur pleine maturité, la formation d'un très grand nombre d'embryons somatiques a été obtenue. Ils peuvent, sous réserve de vérifier leur conformité avec l'individu d'origine, constituer un moyen de multiplication en masse de certains hybrides entre noyers européens et américains particulièrement performants.

Cependant, d'une part on ne sait pas très bien caractériser le stade le plus favorable à l'apparition de ce phénomène, ni définir les conditions qui optimisent cette production. D'autre part, lorsque le processus est enclenché, il semble s'auto-entretenir et il est difficile d'assurer une maturation des embryons somatiques jusqu'à la formation d'une plante susceptible d'être installée en pépinière.

Pour tenter de résoudre de façon non empirique ces problèmes, nous avons entrepris l'analyse de l'embryon lui-même, dans la voie zygotique comme dans la voie somatique, et du milieu naturel dans lequel il baigne au cours du développement zygotique, l'albumen liquide. C'est ainsi que sont analysées à l'aide de méthodes immunologiques, permettant de détecter des quantités inférieures à une partie par milliard, différentes hormones naturelles : cytokinines, gibbérellines, auxine, inhibiteurs divers, éthylène. D'autres groupes chimiques nous intéressent aussi : les composés phénoliques, les acides aminés et les polyamines, les sucres, ...

[2] Embryons zygotiques : résultant d'une fécondation.



Embryon somatique de mélèze.
Photo : Marc Bonnet-Masimbert.

Floraison des conifères

À l'autre bout de la chaîne, on essaie, cette fois sur des arbres entiers, de rendre plus précoce et plus régulière la floraison. Il peut aussi s'agir d'équilibrer les floraisons mâles et femelles. Or, divers moyens aussi bien culturaux qu'hormonaux donnent parfois des résultats, mais leur application sur de nombreux individus génétiquement différents, de même que la reproductibilité des résultats d'une année à l'autre, posent encore de très sérieux problèmes.

En fait la floraison est un phénomène qui met en jeu tout le fonctionnement de la plante. Nous l'étudions d'abord au niveau de son interaction avec la croissance des pousses, mais aussi des racines. De plus par l'analyse des mêmes groupes de composés biochimiques mentionnés ci-dessus, nous tentons d'une part de caractériser bien avant que les bourgeons floraux ne soient morphologiquement visibles l'état floral induit (par exemple à l'aide de polyamines) et d'autre part de définir le "cocktail d'hormones" qui accroîtrait systématiquement la floraison. Des résultats récents sur l'association de cytokinines et de gibbérellines vont dans ce sens.

Marqueurs de juvénilité et enracinement chez le noyer

Cette espèce ligneuse s'inscrit parmi les plus difficiles à multiplier végétativement, aussi bien par bouturage que par micropropagation. Le taux d'enracinement et la qualité des racines constituent encore des obstacles majeurs pour permettre une bonne valorisation des individus sélectionnés malgré les nombreuses expérimentations menées directement sur les milieux de culture et les conditions d'éclairement et de température.

La recherche de marqueurs biochimiques du rajeunissement effectuée sur des pousses annuelles a permis d'impliquer deux principaux composés, de nature phénolique, dans ce phénomène.

Pour en savoir plus :

• Multiplication végétative, y compris culture *in vitro* et embryogenèse somatique :
Bonga J.M. and Durzan D.J. - Cell and Tissue culture in forestry. 1987, vol. 3.
Case histories : Gymnosperms, angiosperms and palms. Martinus Nijhoff publ 454 p.
Cornu D. et Boulay M. - La multiplication végétative: techniques horticoles et cultures *in vitro*. Rev. For. Fr. 1986, n° spécial "Amélioration génétique des arbres forestiers", pp. 60-68.
Margara J. - Bases de la multiplication végétative : les méristèmes et l'organogenèse. Éd. INRA. 1981, 262 p.

• Floraison :
Bonnet-Masimbert M. et Villar M. - La maîtrise de la reproduction sexuée. Rev. For Fr. 1986, n° spécial "Amélioration génétique des arbres forestiers", pp. 48-58.
Bonnet-Masimbert M. - Hormones végétales et floraison chez *Pseudotsuga menziesii* Mirb Franco Bull Soc. Bot. Fr. Actualité botanique. 1989 , 135, pp. 7-18.

• Transformations génétiques :
Charest P.J, Cheliak W.M. et Michel M.F. - Basics of plant genetic engineering and application to tree species, Petawawa national forest institute, information report, Canada. 1991 (sous presse).

Jeunes cônes d'Abies sp.
Photo : Jean-François Picard.



Dès lors, l'étude du contrôle de la rhizogenèse s'effectue par différentes approches complémentaires :
- recherche d'inhibiteurs spécifiques de la famille des naphtoquinones et des flavonols par l'étude de leur contrôle enzymatique ;
- mise en place d'un modèle original et exclusif de l'enracinement chez le noyer pour suivre l'évolution de divers composés (acides aminés, auxine, polyamines, naphtoquinones, protéines et enzymes) au cours de la formation des racines
- introduction dans les milieux de culture de certains des produits du métabolisme du noyer en vue de stimuler la rhizogenèse.à terme, obtention de plants *in vitro* transformés par l'incorporation du gène anti-sens chalcone synthase, ce qui bloque notamment la synthèse des flavonols.

Toutes ces expérimentations concourent vers un même objectif appliqué qui est l'utilisation en culture *in vitro* soit de certains composés naturellement présents dans la plante, soit d'inhibiteurs des voies métaboliques impliquées, soit encore de plants transformés en vue d'améliorer l'organogenèse. Il s'agit plus globalement de mettre en évidence de nouvelles familles de composés intervenant dans ces processus chez les plantes ligneuses.

Transformations génétiques

La maîtrise de systèmes de régénération *in vitro* de plusieurs espèces forestières telles que le peuplier, le noyer ou le mélèze permet d'envisager la transformation des espèces ligneuses.

À Orléans, les premiers peupliers transgéniques ayant incorporé un gène "marqueur" produisant la ß-glucoronidase et un gène "de sélection" conférant la résistance à un antibiotique ont été obtenus par co-culture et co-inoculation. Cette dernière méthode utilise la capacité d'une souche d'*Agrobacterium tumefaciens* isolée en pépinière à induire la néoformation de nombreux bourgeons. En utilisant cette souche sauvage et une souche désarmée (non pathogène), des peupliers transgéniques ont pu être produits. Cette voie ouvre la possibilité de transformer des espèces ligneuses dont on ne maîtrise par encore la régénération *in vitro* à partir de fragments d'organes ou de cellules (exemple du merisier). Actuellement, deux approches sont développées en collaboration avec le laboratoire de biologie cellulaire de Versailles. Il s'agit de l'incorporation du gène de résistance à un herbicide, le chlorosulfuron, et de gènes de résistance aux insectes (inhibiteurs de protéases).

Ces exemples ne sont pas exhaustifs. Notre programme s'intéresse aussi à d'autres espèces et à d'autres problèmes, par exemple bouturage classique, technologie du pollen, dormance et conservation des graines...

Marc Bonnet-Masimbert



Merisier : culture *in vitro*.
Photo : D. Cornu.

Croissance d'un arbre dans un peuplement

Comprendre et prévoir

De sa naissance, par régénération naturelle ou plantation, à sa récolte [1], la croissance d'un arbre au sein d'un peuplement forestier résulte de l'action simultanée et complexe de nombreux facteurs biologiques. Avec l'arbre, il ne s'agit pas d'une production agricole annuelle et de masse ; la démarche du sylviculteur est différente : il travaille au niveau de l'arbre individuellement pour améliorer le peuplement : tout au long de sa vie, un peuplement est éclairci par la coupe de certains arbres afin de permettre une meilleure croissance des autres, jusqu'à la récolte. La sylviculture est essentiellement la science de modifier les relations de voisinage et de concurrence dans le peuplement d'arbres pour que sa production soit la meilleure possible en termes économiques (et pas forcément en volume) ; ceci sans compromettre sa résistance à des facteurs adverses, comme le vent. Le long terme des actions sylvicoles et le caractère souvent irréversible d'une erreur de gestion supposent une grande maîtrise dans les choix techniques des scénarios sylvicoles.

[1] Les forestiers utilisent le terme de "coupe définitive" qui est à distinguer des coupes d'arbres individuels ou "éclaircies", effectuées tout au long de la croissance du peuplement ; la "coupe définitive" est la coupe de l'ensemble du peuplement d'arbres, analogue à la récolte du blé ou des betteraves.

Photo : René Canta.



Croissance d'un arbre dans un peuplement

Cette maîtrise passe avant tout par de bonnes connaissances des **processus de croissance** de l'arbre dans son ensemble et de ses différentes composantes, feuilles, branches, cime, au sein d'un peuplement, c'est à dire en interaction avec ses voisins, en fonction de nombreux facteurs sylvicoles, génétiques, environnementaux... Il faut ensuite synthétiser ces connaissances sous forme de **modèles mathématiques** capables de décrire globalement le fonctionnement d'un tel système.

Comprendre la croissance de l'arbre

Il s'agit d'une approche descriptive de la dynamique des différentes composantes des arbres et des peuplements, fondée sur l'observation diachronique de certains peuplements forestiers c'est-à-dire suivis sur un long terme dans des placettes expérimentales [2] ou sur l'observation synchronique : placettes temporaires d'âges divers ; mais aussi sur des expérimentations où l'on fait varier des facteurs : densité du peuplement, modalités d'éclaircie de façon contrôlée.

L'objectif général est la mise en évidence d'un certain nombre de "lois" biologiques susceptibles d'être utilisées ensuite pour la modélisation de la croissance.

Les recherches actuelles portent principalement sur les thèmes suivants :

- lois de variation de la hauteur en fonction de l'âge ;
- relations entre développement du houppier et distribution des accroissements annuels le long de la tige, le plus souvent du sol au dernier bourgeon ;
- relations statistiques entre les composantes de l'arbre ;
- relations de concurrence ;
- acquisition du rang social : arbres dominants, arbres dominés ; applications à la désignation précoce d'arbres d'avenir : qui permet de choisir les arbres qui vivront jusqu'à la coupe définitive.
- variabilité des courbes de croissance en hauteur : rôle du milieu et du génotype ;
- interactions génotype x densité de peuplement ;
- relations entre le développement architectural des parties aériennes et la densité de peuplement ;
- stabilité (vis à vis du vent) en fonction de la sylviculture ;
- relations de compétition entre arbres et végétation accompagnatrice ; modifications dues aux traitements herbicides et aux substitutions de flore.

Ces recherches portent sur les principales espèces résineuses et feuillues.

[2] Les placettes expérimentales ont de 5 ares à un hectare ; ce sont les unités de base des expériences en forêt, analogues à une parcelle en agronomie. À l'INRA Nancy, des placettes permanentes de hêtres ont été installées dès 1883, ... et sont toujours suivies.



Rondelles permettant de connaître la croissance de l'arbre en hauteur, en circonférence et en volume en fonction de son âge. Photo : R. Canta.

Prévoir : construire des modèles de croissance

Le but de ces recherches est double :

- **intégrer les connaissances** disponibles sur les aspects dynamiques des composantes de l'arbre à différents niveaux d'échelle (feuille, branche, cime) et des arbres en peuplement, dans des modèles mathématiques capables de rendre compte du fonctionnement global du peuplement en fonction de nombreux facteurs : environnement, sylviculture, espèces ;

De tels modèles "structuraux", combinés à des modèles plus "fonctionnels" tels la dynamique de l'eau et des éléments minéraux et la photosynthèse, peuvent se révéler des outils très puissants de compréhension du fonctionnement de l'écosystème et d'identification de lacunes restant à combler. La puissance de simulation des modèles fonctionnels peut être grande : ils peuvent donc conduire à des économies importantes sur des dispositifs expérimentaux toujours coûteux parce qu'ils se déroulent sur de longues périodes.

- **mettre au point des modèles de croissance** comme outils d'aide à la décision pour la gestion sylvicole, permettant par leur pouvoir de simulation et de prédiction, de poser des choix raisonnés dans la création, la conduite et l'exploitation des peuplements forestiers.

Suivant le niveau où l'on se situe, la manière dont le modèle rend compte des phénomènes biologiques varie. L'échelle de l'arbre et même de l'"infra-arbre", c'est-à-dire la distribution de branches ou les accroissements annuels en circonférence à l'intérieur de l'arbre, est le niveau le plus fin abordé à l'INRA. Un modèle de croissance de ce type est en cours de réalisation pour le douglas, première espèce française de reboisement.

D'autres espèces ne justifient pas des recherches aussi fines. Une approche à un niveau

plus global peut fournir des résultats plus rapidement ; ainsi, certains modèles permettent de prédire l'évolution probable d'un peuplement en fonction de son âge, sa fertilité et son patrimoine génétique. Le modèle fournit les caractéristiques qualitatives et quantitatives du peuplement suivant la sylviculture qu'on veut y pratiquer ; le forestier peut ainsi simuler plusieurs traitements et, en fonction des réponses du modèle et de ses propres objectifs, choisir le scénario qui lui semble le meilleur. De tels modèles sont en cours de réalisation pour le douglas déjà cité, le pin maritime et le hêtre.

Enfin à une échelle encore plus grande, on cherche des méthodes permettant de fournir des modèles prédictifs régionaux où sont appliqués les modèles de croissance qui viennent d'être cités, aux données de l'Inventaire Forestier National. Ces modèles permettent de prédire l'évolution des ressources forestières et seront d'un grand intérêt dans les études de planification et d'aménagement des régions.

Expérience d'espacement de plantation de douglas en forêt domaniale d'Amance plantée en 1955.
Photo : O. Sebart.

En conclusion

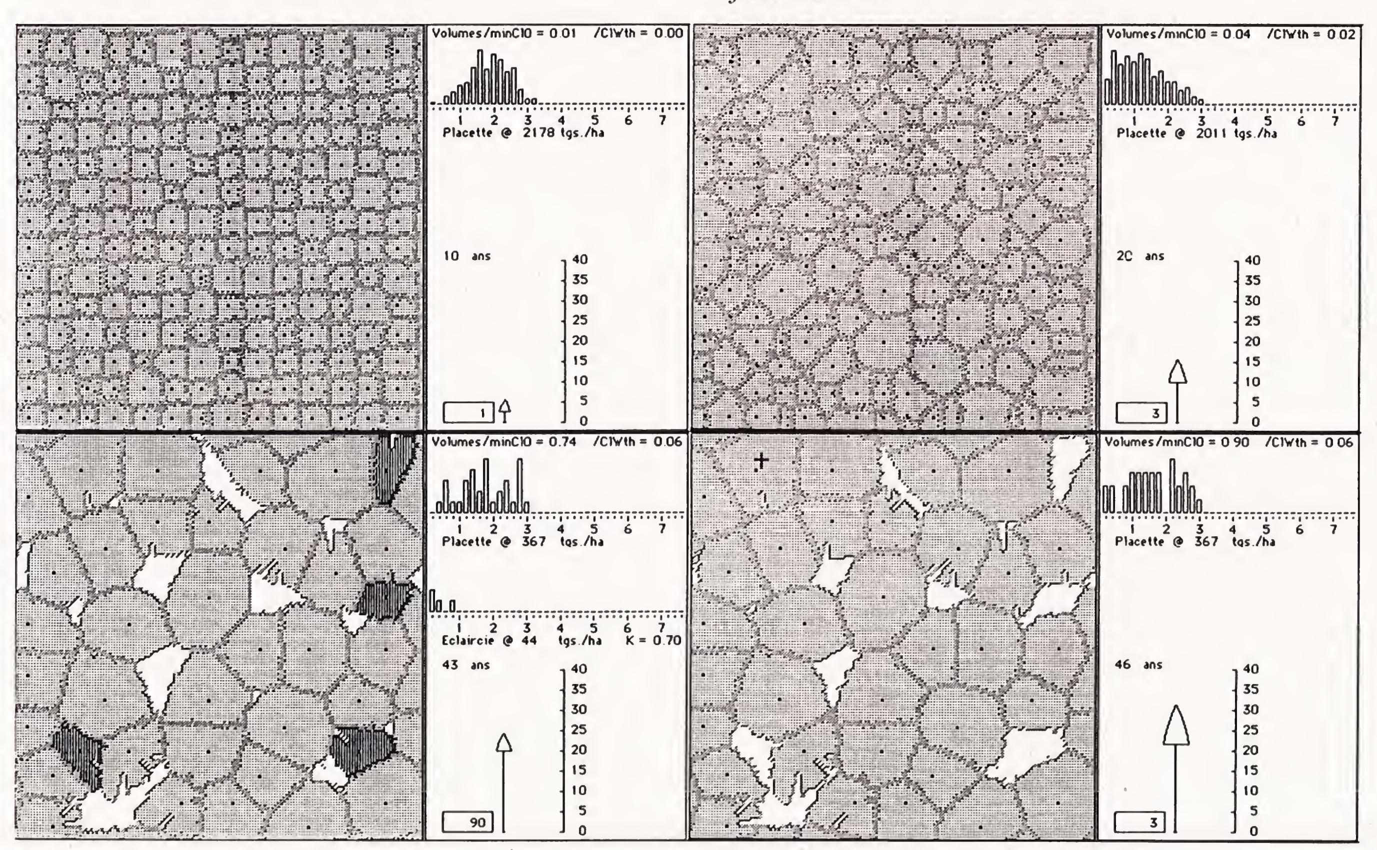
Ces recherches contribueront à proposer et à aider à la mise en place de sylvicultures modernes, rendues nécessaires par l'évolution des techniques et des contingences socio-économiques. En raccourcissant les délais des expériences en forêt, elles doivent permettre de trouver les traitements sylvicoles adaptés aux différentes espèces et à leur utilisation, notamment les qualités des bois, tout en tenant compte des contraintes de la gestion.

Jean Bouchon

Pour en savoir plus :

Pardé J., Bouchon J. - Dendrométrie. Éditions ENGREF, 1988, 2ème édition, 328 p.

Houllier F., Bouchon J., Birot Y. - Modélisation de la dynamique des peuplements forestiers. États et perspectives. Rev. For. Fr. 1991, 43, n° 2.



Modèle de croissance d'arbres
Le modèle de croissance du douglas est bâti sur un important ensemble d'observations. Il permet de simuler différentes sylvicultures. À partir d'une situation de départ (à 43 ans par exemple), on peut indiquer les arbres qu'il semblerait nécessaire d'abattre. Le modèle prédit alors le développement du peuplement restant sur pied, quelques années plus tard. Sur la carte du peuplement à 46 ans, le curseur en forme de croix a été placé sur un arbre. Le cartouche de droite donne son allure : il mesure 31 mètres et son houppier se développe sur 9 mètres. De ces grandeurs, on déduit son diamètre et son volume. En balayant tout le peuplement, on a sa valeur commerciale et donc l'apport financier de l'éclaircie simulée. En refaisant d'autres simulations avec des éclaircies successives et en comparant leurs résultats, on a un moyen d'optimiser la sylviculture sur de longues périodes.



Fonctionnement des peuplements forestiers

Aspects écologiques et écophysiologiques

Les peuplements forestiers constituent des communautés végétales réglées essentiellement par des phénomènes d'échanges d'énergie et de masse avec l'atmosphère et la biosphère et par des phénomènes de compétition pour la lumière, l'eau et les éléments minéraux. Ces phénomènes sont particulièrement complexes dans la mesure où, pour des conditions écologiques générales données, ils vont évoluer dans le temps en relation d'une part avec les phases de développement de l'arbre et, d'autre part, avec l'âge et la structure du peuplement. Par ailleurs, en raison même de l'importance et des dimensions des biomasses développées et de la durée de vie des peuplements, les différents mécanismes qui règlent leur vie doivent être envisagés de façon dynamique et interactive.

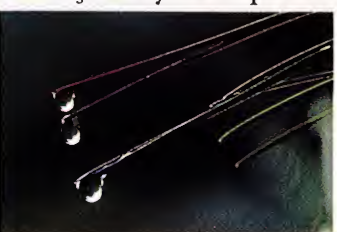


Photo : M. Pitsch.

Photo : J. Timbal.

Fonctionnement des peuplements forestiers

L'interaction entre facteurs climatiques et peuplement crée à l'intérieur de la forêt des conditions microclimatiques particulières que l'on qualifie de microclimats forestiers.



Système pour la mesur du flux de sève dans le tronc des arbres.
Photo : A. Granier.

Fonctionnement hydrique

La compréhension du fonctionnement hydrique des peuplements forestiers (voir figure) revêt une grande importance en raison des influences qu'il exerce d'une part sur la production forestière et, d'autre part sur le cycle de l'eau en général (disponibilité et qualité des eaux dans les bassins).

L'INRA a développé à Nancy et Bordeaux depuis plusieurs années des recherches afin de préciser les flux hydriques en fonction d'une part de la nature et de la structure des peuplements et, d'autre part, des conditions écologiques générales (sol et climat). L'objectif général est de déboucher sur une modélisation permettant une généralisation et une prédiction de l'évolution des phénomènes, en relation avec les interventions humaines et les différents climats.

Bilan hydrique : évaporation en fonction du climat

Les résultats obtenus ont permis une interprétation d'ensemble des différents éléments du bilan hydrique des peuplements, notamment l'eau des précipitations (pluie, brouillard) retenue par le couvert végétal et son importance pour l'évapotranspiration. On estime en effet que l'interception des précipitations par ce couvert végétal, qui représente 20 à 40 % selon les peuplements et selon les types de climat, est perdue à 80 %.

Lorsque le couvert forestier est mouillé, l'évaporation de l'eau interceptée est très rapide, à cause d'une résistance faible dans la couche d'air aux abords immédiats des feuilles et des couronnes (couches limites). Cette résistance [1] est plus faible que celle des végétations basses de prairies par exemple : l'évapotranspiration des arbres est donc plus forte que celle des végétaux herbacés alors qu'ils interceptent plus d'eau. Il résulte de ces phénomènes que, lorsqu'il pleut, l'évapotranspiration des forêts est supérieure à celle des prairies. Par contre, il n'en est pas de même de l'évapotranspiration par beau temps ; en effet, la résistance au niveau des stomates du couvert forestier est plus forte que celle des végétations herbacées. Ainsi, l'évaporation des forêts dépend du nombre et de l'importance des précipitations.
D'autres caractéristiques interviennent encore pour nuancer ces résultats, notamment la puissance de l'enracinement des arbres forestiers qui, selon les substrats, leur permet de prélever très profondément l'eau disponible.

Les résultats obtenus ont aussi permis de montrer que, durant la saison de végétation, les peuplements feuillus peuvent évapotranspirer autant que les résineux. L'évapotranspiration varie également en fonction de l'âge de peuplements et des traitements sylvicoles. En collaboration avec la Météorologie Nationale et d'autres laboratoires de l'INRA, ces travaux ont débouché sur une modélisation de l'évapotranspiration des peuplements.

Contraintes hydriques

Au-delà de l'évaluation des bilans hydriques dans les peuplements forestiers, c'est aussi l'évaluation de l'importance et de la durée des contraintes hydriques (sécheresse, excès d'eau) qui est recherchée, afin d'en estimer les conséquences sur la photosynthèse et la croissance. Les études de dendroécologie [2] faites à Nancy ont aussi montré que le dépérissement de plusieurs espèces (sapin, chênes), constaté récemment, s'expliquait largement par la sécheresse de 1976. En dehors de considérations climatiques, les contraintes hydriques trouvent aussi leur origine dans les caractéristiques édaphiques. Compte tenu des types de sol fréquemment réservés à la forêt (sols superfi-

[1] La circulation de l'eau dans le système sol-arbre-atmosphère est modélisée en s'appuyant sur une analogie électrique dans laquelle on écrit que le flux d'eau est égal à la différence de potentiel hydrique entre les bornes du circuit divisé par la résistance au transfert de l'eau..

[2] La dendroécologie est la science qui étudie les relations entre les caractéristiques physico-chimiques des cernes annuels des arbres et les caractéristiques écologiques (climatiques et édaphiques).

Pour en savoir plus :

Aussenac G. - Le cycle hydrologique en forêt. Actualités d'Écologie Forestière. 1980, pp. 283-307.

Becker M. - La santé de la forêt : le sapin témoigne. "La Recherche". 1987, n° 191, pp. 1096-1098.

Bonneau M. - La fertilisation à la plantation, Rev. For. Fr. XXXVIII. 1986, n° 3, pp. 293-300.

Bonneau M - Le diagnostic foliaire Rev. For. Fr. XL. 1988, n° spécial, pp. 19-28.

Bonneau M. - Que sait-on maintenant des causes du "dépérissement" des forêts ? Rev. For. Fr. XLI. 1989, n° 5, pp. 367-384.

Ducrey M. - Réaction à la sécheresse de quelques espèces méditerranéennes. Rev. For. Fr. 1988, n° 40, 5, pp. 359-370.

Frochot H. et Levy G. - Facteurs du milieu et optimisation de la connaissance initiale en plantation de feuillus. Rev. For. Fr. 1986, XXXVIII-3, pp. 301-306.

Levy G. , Becker M. - Importance du climat et de la sylviculture sur les variations de vitalité des sapinières vosgiennes. Rev. For. Fr. 1988, n° 40, 10 pages.

Ranger J. , Bonneau M. - Effets possibles de l'intensification de la production et des récoltes sur la fertilité des sols de forêts. I Le cycle biologique en forêt. II Les effets de la sylviculture. Rev. For. Fr. 1984, XXXVI n° 2, pp. 93-111.

ciels à hydromorphie temporaire), des périodes d'excès et de déficit d'eau défavorables à la croissance des arbres peuvent se succéder rapidement.

L'analyse des causes des différents types de dysfonctionnement susceptibles d'affecter les peuplements (difficultés de régénération, manque de stabilité, dépérissement plus ou moins important) constitue un autre impératif de recherche, afin de fournir aux forestiers des éléments nécessaires pour leur gestion. Les interactions diverses qui existent notamment entre alimentation en eau et nutrition minérale des arbres rendent difficile mais nécessaire l'approche en condition naturelle de ces phénomènes.

Les différentes études menées à Nancy ont permis d'identifier les espèces forestières susceptibles d'être utilisées en situation d'excès d'eau temporaire. Les systèmes racinaires de certaines espèces, comme le chêne pédonculé, peuvent s'adapter à l'excès d'eau. Des possibilités d'amélioration par drainage sont aussi proposées aux praticiens forestiers. Les niveaux de sécheresse entraînant une limitation et un arrêt de la photosynthèse et de la croissance ont été déterminés pour plusieurs espèces feuillues (chêne, hêtre, frêne), et résineuses (sapin, cèdre, douglas, pin) ; permettant ainsi d'avoir une estimation de leur degré d'adaptation et de leur possibilité d'utilisation en reboisement.



Flore de forêt : camerisier à balais *(Lonicera xylosteum)*.
Photo : Michel Becker.

Comprendre la circulation de l'eau (transpiration, flux de sève, potentiel hydrique, résistance au transfert) dans l'arbre en relation avec les conditions de milieu constitue un passage obligé pour l'amélioration des modèles globaux de fonctionnement de l'arbre et des peuplements. La mise au point récente d'une technique de mesure du flux de sève brute utilisable *in situ* en forêt a permis des progrès considérables dans ce domaine (brevet INRA n° 85-08156 du 30 mai 1985 inventeur A. Granier).

Sur un plan sylvicole, les études expérimentales ont mis en évidence les possibilités de contrôle et d'amélioration de la disponibilité en eau, donc de la croissance, d'une part, par intervention sur le micro-climat : dépressage, éclaircies, coupes par bandes, clairières ; d'autre part, par intervention sur les caractéristiques édaphiques : drainage, travail du sol.

Nutrition minérale

L'alimentation minérale des forêts revêt un caractère très particulier lié à la longévité des espèces forestières, à leur relative frugalité par rapport aux plantes agricoles, au caractère extensif de la sylviculture et au fait que les sols forestiers sont le plus souvent pauvres, sans qu'une fertilisation soit envisageable dans la majorité des situations.

Dans ce contexte, la production, bien que jamais optimale, n'est pas aussi faible que l'on pense habituellement : un blé fertilisé produit au maximum 100 quintaux de grain et une quantité de matière sèche (MS) à l'ha de 18 tonnes ; ce qui est strictement équivalent en poids à ce que produit sans apport énergétique une très bonne plantation de douglas de 30 ans ; un mauvais taillis peut facilement produire au total (tronc + feuille + racines) 10 tonnes de MS par ha par an.

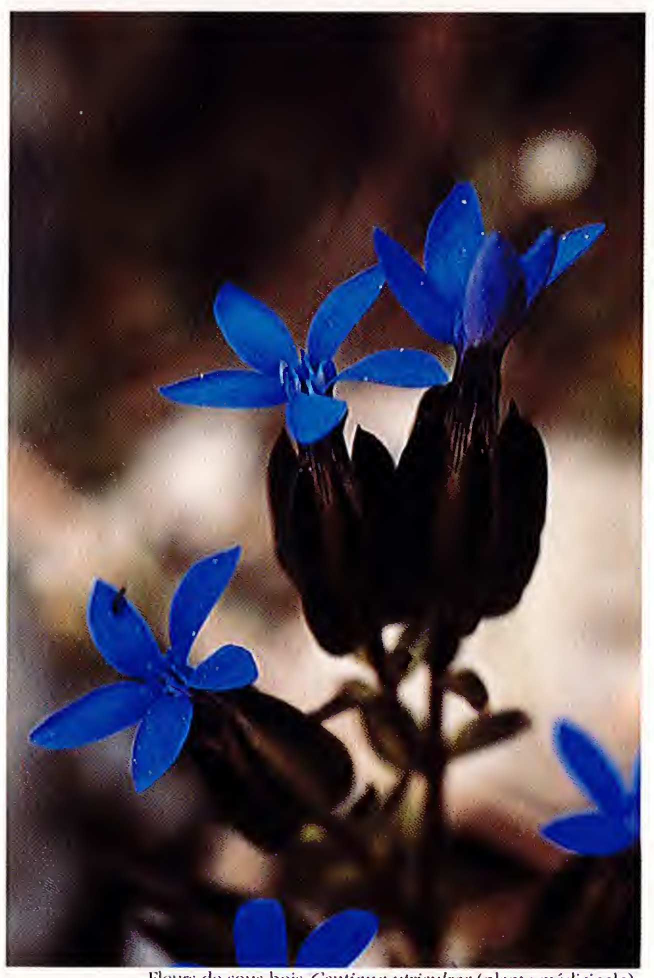
Sans que ces chiffres soient totalement comparables, on conçoit que la pérennité de l'alimentation des forêts et par conséquent leur production ne puisse se faire que grâce à des mécanismes optimisant la disponibilité naturelle des éléments nutritifs dans les écosystèmes : ces mécanismes sont connus sous le nom de **cycle biogéochimique** des éléments nutritifs.

Il y a une circulation permanente des éléments au sein des compartiments de l'écosystème. Ces derniers échangent entre eux de l'énergie et de la matière ; les éléments sont **prélevés** dans le sol, **utilisés** pour élaborer chaque année la biomasse foliaire et ligneuse ; puis pour partie, **restitués** au sol ; le reste étant **immobilisé** et **recyclé** dans l'arbre.

Dispositifs de mesures du cycle biogéochimique (pluvio-lessivats) dans une pessière des Vosges (Aubure).
Photo : G. Aussenac et J. Ranger.



Le système est ouvert : **entrées** par les apports atmosphériques, libération lente à partir des réserves par l'altération, les fixations biologiques pour l'azote ; **sorties** par exportations par le drainage profond et lors des récoltes. Ce cycle des éléments est évidemment directement lié au cycle de l'eau qui est le vecteur principal, mais, à la différence de l'eau qui dépend du climat annuel, le stock d'éléments est fixé à l'échelle de la durée de vie du peuplement par la composition de la roche mère à l'origine du sol, indépendamment des apports atmosphériques.



Fleurs de sous-bois *Gentiana utriculosa* (plante médicinale). Photo : J. L. Dupouey.

L'INRA développe depuis une quinzaine d'années des recherches sur le **fonctionnement normal de l'écosystème forêt** (en vue d'identifier et de quantifier les mécanismes) et sur le **rôle de l'activité humaine sur ce fonctionnement**, que ce soit directement par la sylviculture (choix d'espèces et traitement) ou indirectement par les contraintes exercées sur l'écosystème (apports atmosphériques ou modification des climats).

Les résultats montrent que la notion de frugalité des essences forestières généralement admise ne traduit qu'une partie de la réalité. Les besoins moyens à long terme font que les espèces pérennes "longévives" sont beaucoup moins exportatrices en éléments nutritifs que les espèces annuelles, ce qui ne signifie par que leurs besoins instantanés pour élaborer la biomasse foliaire et ligneuse annuelle ne soient pas aussi élevés. A l'échelle de la plante entière, les mécanismes physiologiques permettent un recyclage interne très efficace de certains éléments nutritifs comme le phosphore ou l'azote.

L'étude dynamique des peuplements montre que la quasi-indépendance du peuplement vis-à-vis des réserves du sol peut être acquise pour le phosphore dès l'âge de 30 ans pour un peuplement d'épicéa commun mais que, par contre, la dépendance est toujours importante pour un élément comme le calcium, dont la disponibilité est très souvent limitée dans les sols acides (exemple pris en forêt communale d'Aubure dans le versant alsacien des Vosges).

Les travaux réalisés par l'INRA de Nancy et Bordeaux permettent de fournir aux forestiers des données relatives à l'optimisation écologique de la longueur des révolutions forestières, aux besoins des différentes essences et aux restitutions d'éléments nutritifs liées aux différents traitements sylvicoles.

Les études concernant l'alimentation des forêts ont conduit par le biais des analyses de sol et/ou des analyses végétales, à la mise au point d'un diagnostic permettant de pallier les carences ou déséquilibres nutritifs majeurs par fertilisation. L'ensemble des travaux destinés à améliorer la fertilité chimique initiale d'une station forestière et à restituer les exportations totales permettent d'établir les scénarios agronomiques de gestion forestière.

Les recherches menées à l'INRA concernant les effets de l'activité humaine par la sylviculture ont montré, par approche écosystémique, que le fonctionnement biogéochimique du sol d'une forêt feuillue pouvait être largement modifié par l'introduction de résineux ; les causes sont multiples : d'ordre bioclimatique, biologique, biochimique, et liées à la géométrie des cimes (effet filtre).

L'approche expérimentale *in situ* permet, par une investigation plus générale, en fonction des essences et des stations, de mettre en évidence les mécanismes actuels de fonctionnement des sols des écosystèmes. En simplifiant, on montre que, très généralement, les mécanismes initiaux peuvent être amplifiés, mais non modifiés, par la substitution d'espèces.

L'action indirecte de l'activité humaine se traduit par l'effet des apports atmosphériques qui peuvent participer à l'induction du dysfonctionnement des écosystèmes naturels et au dépérissement des forêts. C'est un problème complexe étudié à l'INRA Nancy depuis 1985, dans le cadre du programme DEFORPA.

La première difficulté réside dans l'évaluation correcte des apports par voie humide (pluie), par les brouillards (dépôts occultes) et l'effet filtre des peuplements (dépôt sec). Des dispositifs de terrain ont été mis au point pour résoudre ce problème.

Les sols forestiers s'acidifient ; leurs éléments nutritifs sont de plus en plus "exportés" par les récoltes et sont soumis à des apports atmosphériques acides, ou générateurs d'acidité (apport d'azote sous forme d'ammonium). Sur les sols les plus pauvres, à faible réserve minérale altérable, cette acidification peut conduire à un appauvrissement important du sol. La présence d'aluminium sous forme d'ions Al+++ dans le sol entraîne des difficultés dans l'alimentation des arbres en éléments majeurs : calcium et magnesium. Les mécanismes en cause ne sont pas totalement élucidés.

Ce stress acide qu'il soit d'origine interne à l'écosystème (pauvreté des sols) ou externe (apport acide par la pollution atmosphérique) contribue au dépérissement actuel des forêts dont le facteur déclenchant pourrait être des facteurs climatiques. Les essais d'amendement calci-magnésique, couplés ou non à une fertilisation classique, améliorent généralement l'état sanitaire des peuplements ; ce qui confirme le rôle joué par la nutrition minérale dans le phénomène de dépérissement.



Fleurs de sous-bois : digitales.
Photo : R. Canta.

Gilbert Aussenac et Jacques Ranger

PRECIPITATIONS
(Dépôts humides)
EVAPOTRANSPIRATION
INTERCEPTION
TRANSPIRATION
EVAPORATION DU SOL
Cycle interne
Immobilisation
LESSIVAGE DES CIMES (récrétion, D.S. absorption)
ECOULEMENT LE LONG DES TRONCS
ALTERATION
INFILTRATION (Less. + Min.)
Prélèvement eau et éléments nutritifs
ECOULEMENT HYPODERMIQUE
RUISSELLEMENT DE SURFACE
ECOULEMENT
INFILTRATION PROFONDE (Pertes d'élèments)

LE CYCLE HYDRO - BIOGEOCHIMIQUE EN FORET

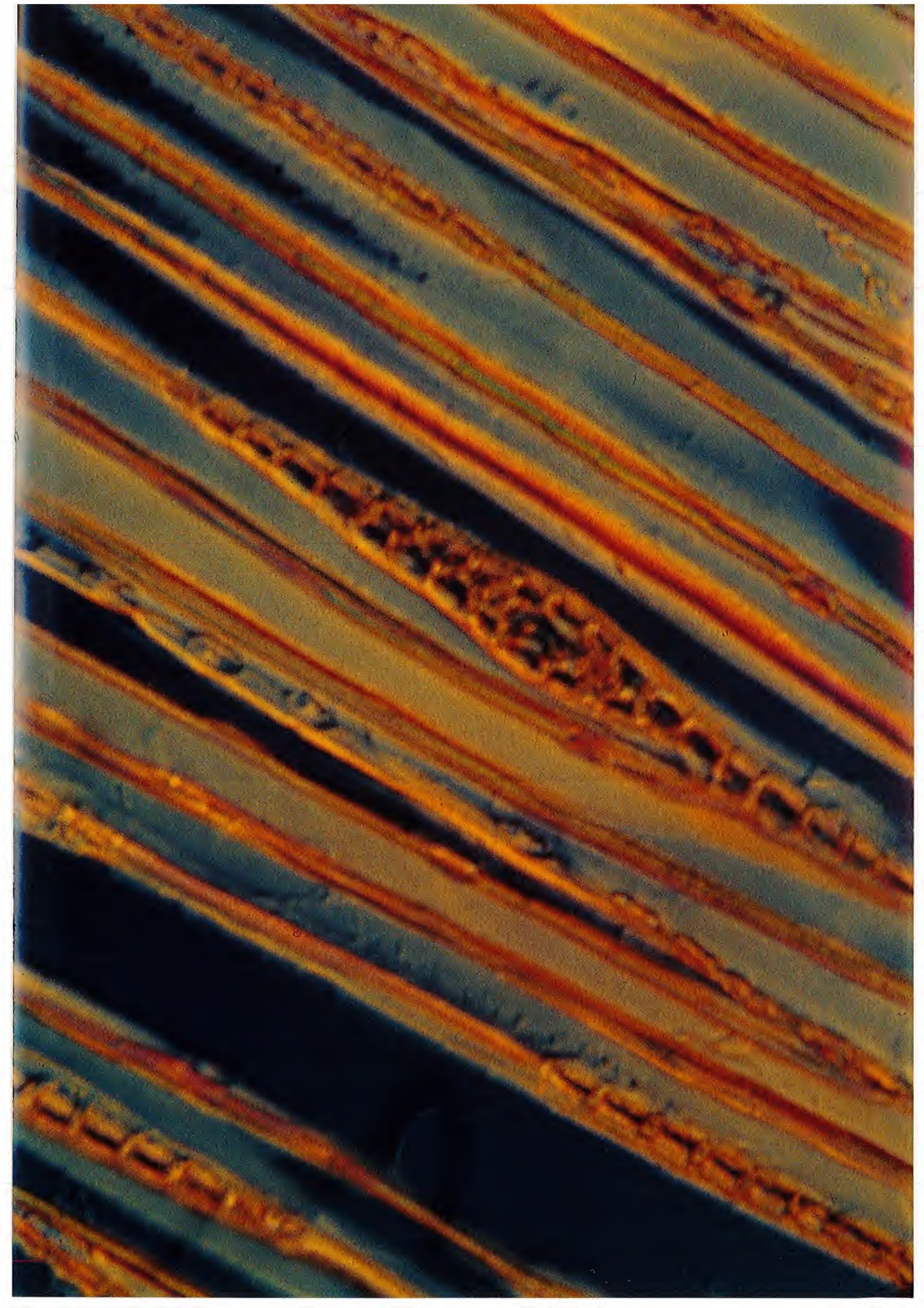
Qualités du bois

"Qualités" au pluriel ? Oui, car il faut l'entendre comme les aptitudes d'un bois à des modes de transformation industrielle et à des emplois multiples. Ces aptitudes peuvent différer selon les processus de transformation ; sciage, rabotage, déroulage ou tranchage et selon l'utilisation finale du produit : structure (charpente), menuiserie, ébénisterie, contreplaqué, papier... Elles conditionnent la valeur économique du bois. Elles dépendent à la fois de paramètres internes c'est-à-dire l'anatomie, les propriétés physiques, l'angle du fil du bois... et externes : rectitude du tronc, angle, type et grosseur des branches intervenant sur la nodosité des pièces.

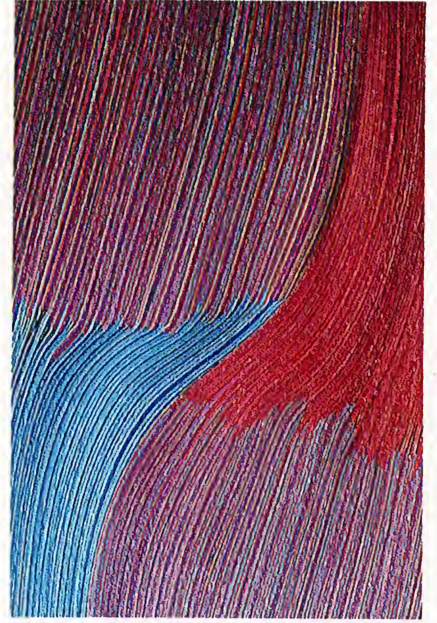


Épicéa rubens
(coupe tangentielle x 160 ;
canaux de résine transversaux).
Photo : V. Bucur.

Épicéa commun (coupe tangentielle x 12).
Photo : V. Bucur.



Qualités du bois



Mosaïque de lamelles de peuplier, colorées, empilées, collées et tranchées.
Photo : G. Janin (Marguellerie, Italie, Alpina).

Les paramètres élémentaires du bois liés aux aptitudes technologiques présentent une forte variabilité entre arbres et à l'intérieur d'un même arbre, de haut en bas et de la moelle à l'écorce. Ils résultent du fonctionnement de l'assise génératrice (cambium) et sont sous la dépendance de nombreux facteurs biologiques : génétiques, environnementaux, sylvicoles, ces derniers résultant des interactions entre arbres au sein du peuplement et de l'architecture même de l'arbre.



Les objectifs des recherches de l'INRA sur le bois sont multiples :

- recherche de paramètres élémentaires les mieux correlés aux aptitudes technologiques et signification technologique de ces paramètres ;
- étude de la variabilité et du déterminisme de ces paramètres de manière à pouvoir fournir aux sylviculteurs des moyens de contrôler la qualité des produits ;
- qualification du bois : recherche d'outils de simulation et de prédiction.

Les voies de recherche suivies et les méthodologies employées peuvent être illustrées par quelques exemples :



Étudier les qualités du bois sans détruire l'arbre : méthodes

Qualifier une pièce de bois pour une certaine utilisation suppose l'abattage de l'arbre, puis sa transformation en produit fini dont on testera les aptitudes. Une telle démarche est longue, coûteuse et implique la destruction de l'arbre. Elle est difficilement compatible avec la sauvegarde d'un dispositif expérimental et la nécessité d'un nombre significatif d'échantillons pour des études de variabilité ou pour déterminer les qualités du bois. Il s'est donc avéré indispensable de rechercher des critères élémentaires de qualité du bois plus simples mais liés aux aptitudes technologiques et susceptibles d'être évalués de **manière non destructive** et en routine sur de grandes séries d'échantillons.

L'INRA a acquis dans ce domaine un savoir-faire reconnu en mettant au point des méthodologies et des appareillages souvent originaux de mesure de nombreux paramètres sur des "carottes de sondages" : ce sont de petits cylindres de bois de 5 mm de diamètre prélevés de l'écorce vers le coeur au moyen d'une tarière creuse, la tarière de Pressler. Les paramètres mesurés sont les suivants : densité globale du bois, variations de cette densité et régularité de cette distribution dans le cerne, (celui-ci donnant l'accroissement annuel) ou entre cernes, rétractibilité du bois, contraintes de croissance (nervosité du bois), propriétés papetières, couleur du bois et structure anatomique. Ces paramètres sont à des degrés divers, des indicateurs des qualités technologiques du matériau.

Évaluer les aptitudes du bois à la transformation



Prélèvement d'une carotte de sondage à la tarière de Pressler.
Photo : P. Gelhaye.

La recherche de corrélations entre paramètres élémentaires et propriétés technologiques du bois rend nécessaire l'abattage d'un nombre limité d'arbres et leur transformation (sciage, déroulage, ...). L'information sur les propriétés de base qui "comptent" pour tel ou tel emploi du bois une fois obtenue à partir des carottes, il est alors possible d'étudier la variabilité des qualités technologiques du bois en mesurant les améliorations de telle ou telle propriété obtenues par voie génétique ou sylvicole.

Une telle approche implique un investissement important des chercheurs du programme "Qualité du bois" dans le domaine de la technologie du bois. En effet, s'il est vrai que les propriétés de base du bois pèsent au premier chef sur ses aptitudes technologiques, il n'en demeure pas moins qu'il faut aussi tenir compte (au moins pour certains usages impliquant une transformation assez profonde du matériau ; par exemple la réalisation d'un contreplaqué) de la technologie de transformation employée : réglage des outils par exemple, étuvage des bois... En un mot, les relations propriétés de base/aptitude technologique du matériau doivent être observées en interaction avec le processus de transformation.



Un ensemble d'études non destructives : comparaison entre bois du nord et bois français

Ceci est tout particulièrement important en ce qui concerne les usages les plus valorisants du bois : ébénisterie, menuiserie intérieure puisqu'il s'agit précisément d'emplois où le produit brut subit un nombre élevé de transformations avant d'être livré au consommateur.

L'importation de sciages résineux et notamment des fameux "bois du nord" contribue de manière importante (plus de deux milliards de francs) au déficit de la balance commerciale. Il est très

important de vérifier objectivement le bien-fondé de cette réputation et de cette supériorité admises par les industriels français. Une étude comparant les bois français (épicéa, sapin, pin sylvestre) et des bois scandinaves (épicéa, pin sylvestre) a été menée en étroite liaison avec la Recherche Forestière Finlandaise, l'Office National des Forêts et l'Inventaire Forestier National en France. Elle s'est fondée sur un échantillonnage assez intensif : 3000 arbres en France, 900 en Finlande ; cet échantillonnage intensif était nécessaire pour représenter de façon satisfaisante les conditions sylvicoles et de milieux variés rencontrés.

Les résultats font apparaître que l'idée reçue de la supériorité absolue des bois du Nord doit être sérieusement reconsidérée, notamment pour le pin sylvestre. Il devrait donc être fait davantage appel à une ressource nationale assez abondante. L'interprétation de la variabilité observée permet également de tirer des enseignements sur des règles sylvicoles à mettre en oeuvre pour améliorer les produits. Enfin, les nombreuses données rassemblées et l'identification d'arbres bien typés toujours en place sur le terrain permettront ultérieurement la calibration et la validation de modèles.

Défauts très graves des arbres sur pied : fentes de sécheresse sur les conifères à croissance rapide.
Photo : P. Gelhaye.



Défauts majeurs du bois : détection et déterminisme

Certains arbres de certaines espèces présentent des défauts graves dévalorisant le bois de manière rédhibitoire : par exemple chez l'arbre sur pied les fentes dûes au gel (les gélivures des chênes) ou à la sécheresse (conifères). Autres exemples : des contraintes de croissance élevées, une déviation marquée de l'angle du fil du bois conduisent à des désordres importants lors de la transformation du bois et à un rejet des grumes [1] pour tout usage valorisant.

La recherche de propriétés de base du bois, éventuellement mesurables sur des carottes de sondage et pouvant être liées à ces défauts, est du plus haut intérêt. En effet, si une telle liaison existait, elle pourrait ouvrir la voie à l'amélioration génétique pour de futures variétés et guider la conduite des traitements sylvicoles de peuplements existants : par exemple, élimination au moment des éclaircies des individus susceptibles de présenter des défauts. Les résultats obtenus sur le déterminisme des fentes des conifères sur pied et de la gélivure des chênes sont très encourageants. Ils ont notamment mis en évidence des relations avec l'humidité du bois dans l'arbre d'où d'intéressantes perspectives de collaboration avec les autres programmes du département des recherches forestières de l'INRA.

Bien entendu, lorsque les mesures sur carottes ne sont pas possibles, il faut mettre au point des méthodes de détection des singularités du bois dans l'arbre sur pied. La recherche dans ce domaine requiert des progrès sensibles en instrumentation et en appareillage.

[1] Tronc ou section de tronc d'un arbre abattu, ébranché, recouvert ou non de son écorce.

Qualification du bois : simulation et prédiction

La qualité technologique d'une pièce de bois résulte des propriétés de base de ce bois (largeur moyenne de cerne, densité du bois, ...), mais aussi de paramètres "géométriques" (position des limites de cerne par rapport aux faces de la pièce) et des singularités de cette pièce (essentiellement les noeuds vivants ou morts).

Afin de qualifier les produits industriels tirés d'arbres ou de populations d'arbres, un **logiciel** baptisé SIMQUA a été mis au point. Il permet de décrire, sous ce double point de vue (propriétés internes du bois et singularités), la structure de n'importe quelle pièce de bois tirée d'arbres ou de populations d'arbres dont une description externe et interne (branchaison, forme de la grume, distribution des largeurs de cerne, ...) est disponible. L'entrée dans ce logiciel se fait actuellement à l'aide de données assez nombreuses décrivant l'arbre de façon extrêmement serrée ; ce qui n'est pas réaliste.

C'est pourquoi, l'un des objectifs prioritaires du programme "Qualité des bois" consiste à rechercher des lois ou des modèles statistiques pouvant relier cette description intensive de la structure interne du tronc à l'aspect extérieur de l'arbre mesurable à un coût réaliste. Ce travail, mené en collaboration avec les améliorateurs, généticiens et sylviculteurs du Département, devrait permettre de décrire de façon beaucoup plus synthétique la qualité du bois et contribuer, mieux encore que par le passé, à l'estimation de la qualité de la ressource actuelle et future de notre forêt.

Gérard Nepveu

Pour en savoir plus :

Nepveu G. - Détermination de la qualité du bois par prélèvement non destructif. Rev. For. Fr. 1988, XL, n° spécial "Diagnostics en forêt", pp. 62-70.

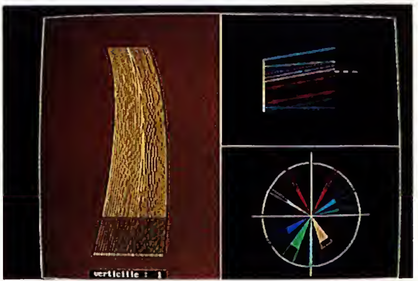
Nepveu G. - Faut-il se préoccuper des propriétés du bois dans le cadre des programmes d'amélioration génétique des arbres forestiers ? Rev. For. Fr., 1986, XXXVIII, n° spécial, pp. 221-227.

Polge M. - Oui ! La production de bois de qualité est une option raisonnable pour le syviculteur. Rev. For. Fr. 1989, XLI, 6, pp. 527-532.

Leban J. M., Duchanois G. - SIMQUA : un logiciel de simulation de la qualité du bois. Annales des Scieries forestières. 1990, 47, 5, pp. 483-493.

Janin G., Mazet J. F., Flot, J. L., Hofmann P. - Couleur et qualité du bois du chêne de tranchage : chêne sessile, chêne pédonculé et chêne rouge. Rev. For. Fr. 1990, XLII, 2, pp. 134-139.

Nepveu G. - Les facteurs influençant la qualité du bois de chêne (chêne rouvre et chêne pédonculé). Rev.For. Fr. 1990, XLII, 2, pp. 128-133.



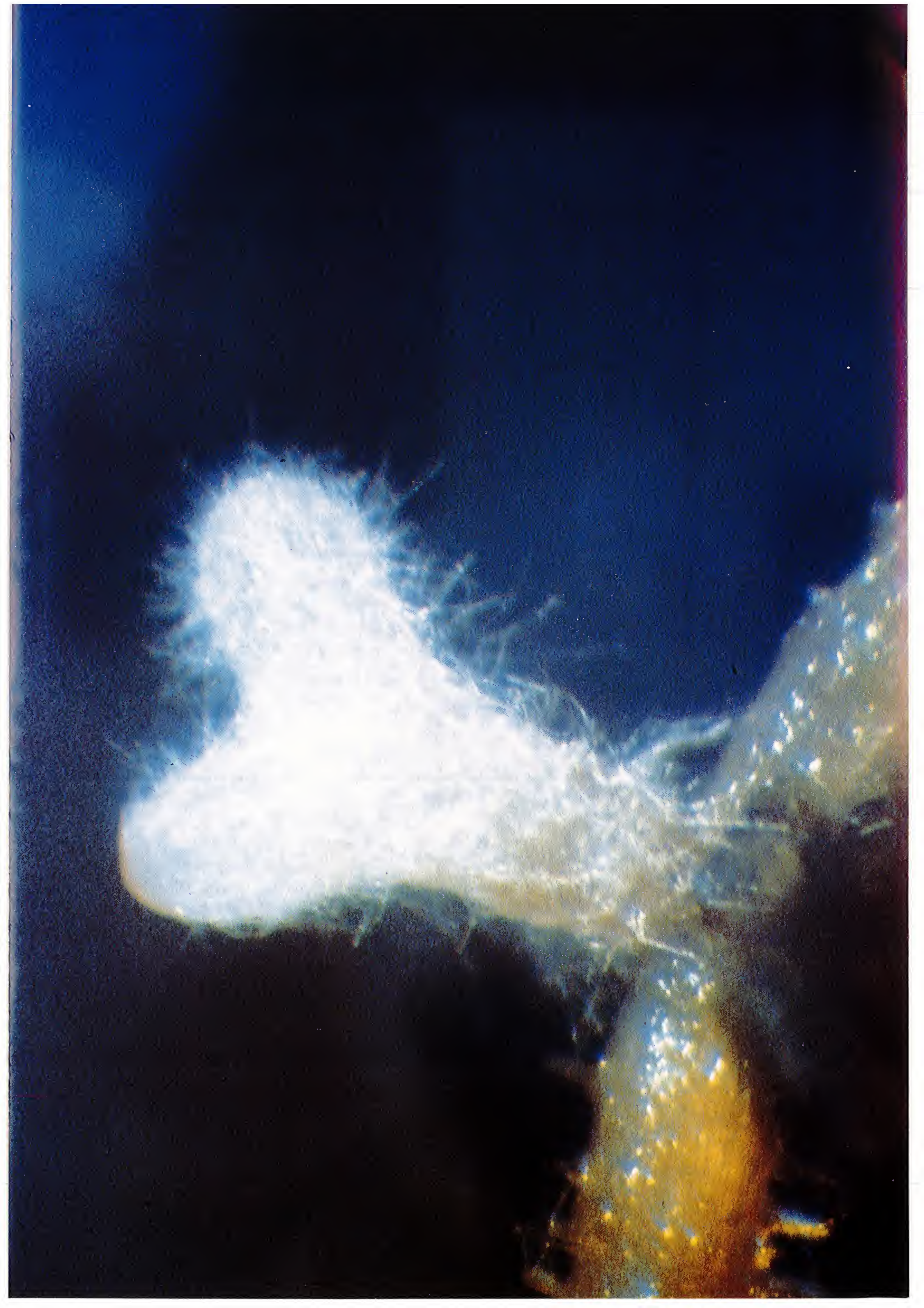
Quelques sorties d'écran du logiciel de simulation de la qualité du bois mis au point à la station : position, taille et type (mortes, vertes, élaguées ou non) des branches rencontrées sur un verticille.

L'arbre en relation

Partenaires et adversaires

Durant sa vie, l'arbre, élément essentiel de la communauté forestière, établit un faisceau de relations avec une multitude d'êtres vivants. Certaines de ces associations comme les mycorhizes sont des symbioses, c'est-à-dire à bénéfices réciproques pour les deux partenaires. À l'inverse, l'impact de microorganismes pathogènes ou de divers insectes se révèle nuisible. Quel que soit le cas de figure, le rôle du chercheur est de comprendre les mécanismes qui régissent les relations entre l'arbre et ses symbiotes ou ses adversaires, puis de proposer aux gestionnaires de la forêt des possibilités d'intervention.

Ectomycorhize : mycélium de *Laccaria laccata* sur pin sylvestre.
Photo : François Le Tacon.



L'arbre en relation

Une association essentielle : la symbiose mycorhizienne

La symbiose c'est-à-dire l'association entre deux organismes avec bénéfice réciproque, est un phénomène général chez les végétaux.

Presque toutes les plantes vertes vivent en symbiose avec des champignons qui, associés aux racines, forment des mycorhizes ; littéralement "champignon-racine".
La plante verte fournit au champignon des composés carbonés photosynthétisés dans ses organes chlorophylliens ; le champignon fournit à la plante les éléments minéraux qu'il prélève dans le sol. Dans les conditions naturelles, la vie de la plante dépend totalement de ses associations mycorhiziennes. Cela est particulièrement vrai pour les arbres forestiers qui, sauf exception, se développent sur des sols à faible fertilité. **Sans équipement symbiotique, les arbres forestiers seraient totalement incapables de se développer en conditions naturelles.** Les mycorhizes assurent donc en forêt une fonction essentielle, tout aussi indispensable que la photosynthèse.

Chez les arbres forestiers, on rencontre des ectomycorhizes et des endomycorhizes à vésicules et arbuscules :

- **les ectomycorhizes** sont caractérisées par une modification de la racine qui perd ses poils absorbants et qui est entourée par un manteau fongique. De ce manteau partent un réseau mycélien externe plus ou moins développé, qui va prospecter le sol, et un réseau mycélien interne qui pénètre dans la racine, mais pas à l'intérieur des cellules.
Les ectomycorhizes ne se rencontrent que chez les arbres forestiers (pinacées, abiétacées, fagacées, betulacées). Les champignons qui forment ces ectomycorhizes sont des basidiomycètes (bolets, amanites, lactaires, russules...) ou des ascomycètes (truffes) ;
- **les endomycorhizes à vésicules et arbuscules** ne provoquent que des changements mineurs dans la morphologie racinaire. Il existe cependant deux réseaux mycéliens, l'un interne, l'autre externe. Le mycélium pénètre à l'intérieur des cellules de la racine et forme des arbuscules qui assurent une très grande surface de contact entre les deux associés.
Ce type de mycorhize est extrêmement fréquent et universellement répandu. On le rencontre chez certains arbres des forêts tempérées (érable, frêne, merisier, peuplier...), chez certains résineux (taxacées, araucariacées) et chez la plupart des arbres des zones équatoriales et tropicales.

L'INRA développe des travaux sur la mycorhization contrôlée en collaboration avec le CEMAGREF, dans le sud-est et dans la moitié nord de la France sur les principales essences résineuses de reboisement. Certaines comme l'épicéa et le douglas sont souvent introduites dans des sols anciennement cultivés, dépourvus d'inoculum ectomycorhizien. Dans ces conditions, la mycorhization contrôlée en pépinière par des symbiotes performants et compétitifs (*Laccaria laccata, Laccaria bicolor)* assure ensuite, plusieurs années après la transplantation en sol de reboisement, un gain de croissance très important par rapport à la microflore naturelle. Un programme de transfert de technologie a été mis en place entre l'INRA et le CEMAGREF ; l'Office National des Forêts et des pépiniéristes privés.

L'INRA développe aussi en collaboration avec le Centre forestier technique tropical un programme de mycorhization contrôlée en zone tropicale humide dans le cas des plantations industrielles d'essences exotiques. Les résultats sont très spectaculaires sur le pin des caraïbes et ont abouti à une méthode de routine d'inoculation des pins par *Pisolithus tinctorius.* Les résultats sont très prometteurs avec le genre *Eucalyptus* qui est devenu la première essence de reboisement dans le monde. Une collaboration s'est établie entre la France, l'Australie (pays d'origine des Eucalyptus), le Congo, le Brésil, l'Espagne et le Portugal.
Une meilleure compréhension des relations plante-hôte-champignon symbiotique est indispensable si nous voulons progresser dans la maîtrise des associations symbiotiques. Rappelons que l'association est caractérisée par un double-flux, un flux d'éléments minéraux dans le sens champignon-arbre et un flux de composés carbonés de l'arbre au champignon. Les travaux développés à Nancy et à Montpellier aussi bien à l'INRA qu'à l'université de Nancy 1 et des Sciences et Techniques du Languedoc ont permis de comprendre le mécanisme d'absorption, d'accumulation et de transport de l'azote, du phosphore et du carbone dans les ectomycorhizes. La participation des différents partenaires à la symbiose modifie profondément certaines étapes de leur métabolisme. Chacun des organismes pris séparément est capable d'assumer toutes les fonctions nécessaires à son développement : lorsque

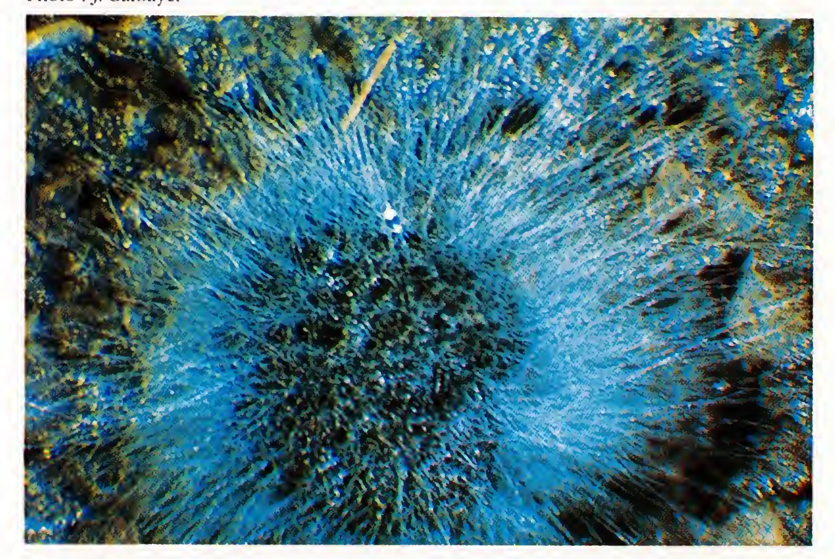
Pour en savoir plus :

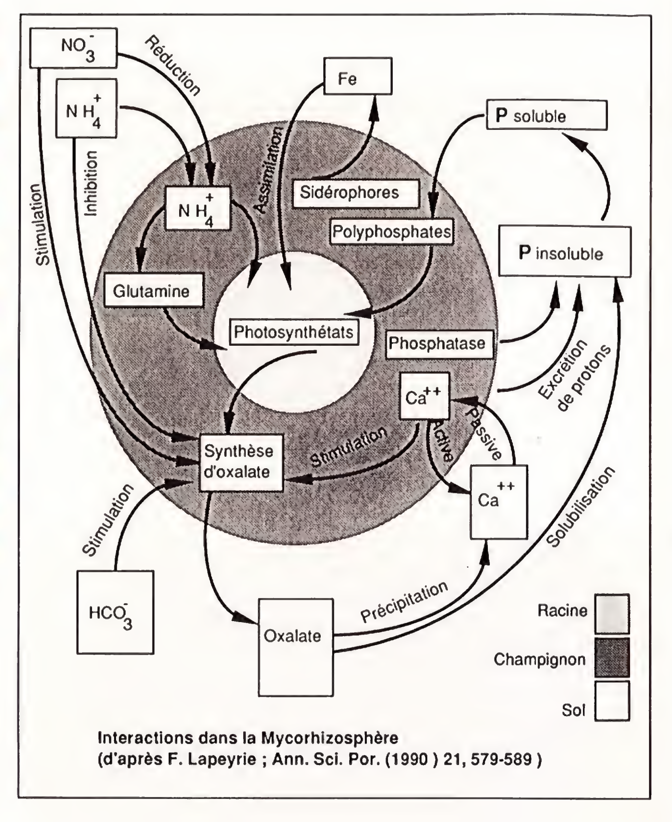
François Le Tacon - "Les mycorhizes : une coopération entre plantes et champignons", "La Recherche". 1985, volume 16, pp. 624-632.

F. Le Tacon, J. Garbaye, D. Bouchard, G. Chevalier, J.M. Olivier, J. Guimberteau, N. Poitou, H. Frochot - Field results from ectomycorrhizal inoculation in France". Canadian Workshop on Mycorrhizae in Forestry. 1988 CRBF, Université Laval, Québec.

J.L. Hilbert, F. Martin - Regulation of gene expression in ectomycorrhizas". New Phytol. 1988, 110, pp. 339-346.

Développement dans le sol de mycélium à partir d'une bille d'inoculum.
Photo : J. Garbaye.





Interactions dans la Mycorhizosphère
(d'après F. Lapeyrie ; Ann. Sci. Por. (1990) 21, 579-589)

l'association mycorhizienne est établie, il y a partage des tâches : une partie du métabolisme de l'un est assurée par l'autre et vice-versa. Les travaux développés sur le métabolisme des champignons ectomycorhiziens et des ectomycorhizes ont montré que la participation des deux partenaires à la symbiose modifie profondément certaines étapes de l'assimilation de l'azote inorganique. Un ensemble d'approches complémentaires (biochimie métabolique, enzymologie, immunologie) effectuées sur les champignons en culture pure et les ectomycorhizes de hêtre et d'épicéa met en évidence une régulation fine des voies de l'assimilation de l'azote ammoniacal. La biosynthèse de la glutamate deshydrogénase fongique dans les ectomycorhizes est manifestement contrôlée, parfois réprimée, par la plante-hôte. Dans ces dernières conditions, l'assimilation de l'azote est contrôlée par les enzymes glutamine synthétase et glutamate synthase de l'arbre. Les processus de régulation contrôlant la synthèse de la glutamate deshydrogénase sont actuellement étudiés au niveau protéique et au niveau génique.

Les modifications métaboliques induites par la symbiose chez les deux partenaires résultent des interactions entre les deux génomes. Des fonctions qui étaient assurées par l'un des partenaires sont assurées par l'autre et vice-versa. D'autre part, de nouvelles fonctions liées à l'état symbiotique doivent être assurées. Ces bouleversements dans la physiologie des deux associés résultent de la répression réciproque de gènes et de l'expression de nouveaux gènes codant pour des polypeptides spécifiques de la symbiose ou ectomycorhizines.

Nous rejoignons là le problème général de signaux entre cellules d'un même organisme ou entre cellules appartenant à deux organismes différents. Il s'agit d'identifier les signaux s'échangeant entre les deux partenaires à différentes échelles de temps lors de l'établissement de la symbiose, puis lors de sa phase de fonctionnement. Il s'agit ensuite d'identifier les mécanismes d'action de ces signaux, d'analyser les modes de transduction et de rechercher les modifications d'expression du génome de l'un ou l'autre des partenaires. L'existence de ces marqueurs biochimiques que sont les ectomycorhizines constitue un outil précieux dans l'étude du développement des ectomycorhizes. Cette approche implique la combinaison d'un certain nombre de méthodes appartenant à la physiologie cellulaire et à la biologie moléculaire. Des travaux sont aussi menés à l'interface champignon-sol : rôle de l'excrétion de protons ou d'acides organiques dans la mobilisation des éléments minéraux insolubles, interactions avec les bactéries de la mycorhizosphère.

François Le Tacon

L'arbre en relation

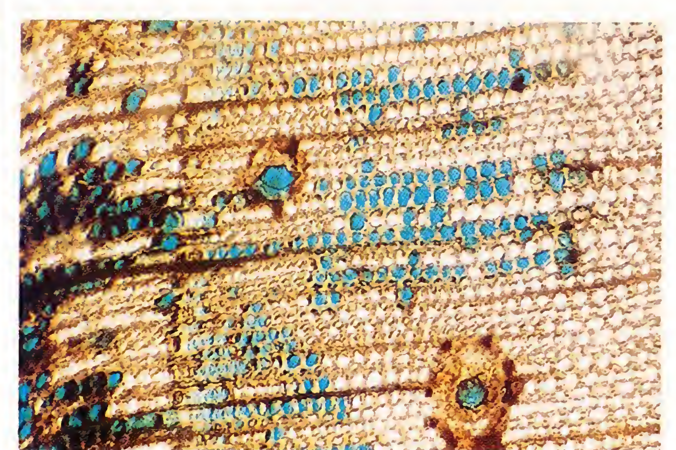
Des adversaires : les microorganismes pathogènes...

Comme tous les végétaux, les arbres forestiers subissent les atteintes de microorganismes pathogènes : champignons, bactéries et virus.

Les attaques auxquelles nous nous intéressons sont évidemment celles qui affectent la production de bois, du moins la partie récoltée, c'est-à-dire très généralement le tronc. Des microorganismes pathogènes peuvent s'attaquer à toutes les parties de l'arbre et leurs effets se traduisent potentiellement de façon directe ou indirecte au niveau du tronc par des réductions de croissance (maladies des feuilles et des racines...) par des défauts du bois ou de forme (chancres, pourritures internes, atteintes des pousses) ou par la mort de l'arbre (maladies vasculaires, racinaires...).

Les bois récoltés s'élaborant au cours d'un cycle qui peut dépasser la centaine d'années, l'impact des pathogènes résulte beaucoup plus de leur caractère récidivant ou de leurs effets cumulés que de dégâts, même spectaculaires, produits en une seule année. La longueur même du cycle productif de l'arbre rend en outre souvent insupportable l'éventualité que celui-ci soit interrompu prématurément.

L'INRA est donc amené à considérer comme essentielle la résistance globale à long terme des arbres et peuplements forestiers et apporte une attention toute particulière aux risques encourus par les espèces qui, dans l'avenir ou dès à présent, sont les plus productives. Ces risques résultent de l'interaction évolutive entre les pathogènes, les espèces hôtes et les milieux : des pathogènes nouveaux sont à redouter (introduction ou apparition de races nouvelles), les conditions de milieu évoluent (espèces d'arbres étendues à de nouveaux milieux, intensification sylvicoles, monoculture), des hôtes nouveaux apparaissent (particulièrement arbres issus de la sélection génétique).



Thylles dans un vaisseau de bois de chêne.
Photo : Claude Delatour.

Un effort particulier est réalisé pour acquérir une meilleure connaissance du pouvoir pathogène des champignons en prenant en compte leur variabilité ainsi que les bases biochimiques de l'infection (cas du chancre des trembles) et de façon complémentaire la résistance de l'hôte dans sa diversité et ses modes d'expression.

Nombre de travaux menés en pathologie forestière le sont en collaboration avec les améliorateurs. Ceci est particulièrement vrai pour les maladies des peupliers et des trembles et pour d'autres (chancre du mélèze, coeur rouge de l'épicéa, encre du chêne rouge, rouille courbeuse du pin maritime, chancre des cyprès, graphiose de l'orme...). Certains travaux sont plus orientés vers la compréhension des relations avec le milieu (dépérissements du chêne et du sapin/pourridiés ; encre du chêne rouge/évolution du pathogène dans l'arbre, risques liés aux caractéristiques du milieu, (risques stationnels).

De nombreux contacts et collaborations sont également établis avec d'autres laboratoires de l'INRA et hors INRA ainsi qu'au niveau international et tout particulièrement dans le cadre de la CEE.

Les travaux conduits en pathologie forestière ont abouti à de nombreux résultats qui constituent souvent des maillons indispensables à la compréhension des phénomènes ou à l'avancée d'autres programmes : mise en évidence de phénomènes pathologiques mal connus, mise en évidence de pathogènes ou de leurs races, cycle des maladies, conservation des semences, sélection d'espèces, tests de comportement à long terme.

L'existence de recherches coordonnées en pathologie forestière a aussi pour effet de constituer un gisement de compétences générales très précieux au niveau national. Celui-ci a notamment été largement mis à contribution lors de la mise sur pied du Département de la Santé des Forêts.

Claude Delatour

Pour en savoir plus :

C. Delatour - Mycoses et résistance écologique. CR Acad. Agric. de France. 1984, 70, n° 7, pp. 871-880.

C. Delatour, J. Pinon, M. Morelet - Histoire et avenir de la pathologie forestière en France. Rev. For. Fr. XXXVII, n° sp. 1985, pp. 65-82.

J. Pinon - Perspectives de la sélection pour la résistance en pathologie forestière. CR Acad. Agric. de France. 1984, 70, n° 7, pp. 881-888.

Les insectes ravageurs

L'objectif de l'entomologie forestière est de réduire, par des interventions compatibles avec la protection de l'environnement, les dégâts d'insectes en forêt à un niveau de préjudice supportable.

De cet objectif découlent deux nécessités :
- il faut être capable d'évaluer l'impact réel des ravageurs, à différentes échelles et à plus ou moins long terme ;
- il faut pouvoir évaluer en permanence le niveau et la tendance évolutive des populations des insectes concernés, ce qui implique de connaître avec précision les facteurs qui en conditionnent les variations (dynamique de population). La cible de l'action du forestier pourra être alors, selon les situations, l'insecte ou l'arbre, directement ou par l'intermédiaire de leur environnement ; dans tous les cas cependant, on préférera une action préventive à une action curative. Pour préparer les actions de prévention, l'entomologiste forestier doit en outre tenter de détecter les ravageurs potentiels, en fonction des politiques forestières nationales ou régionales.

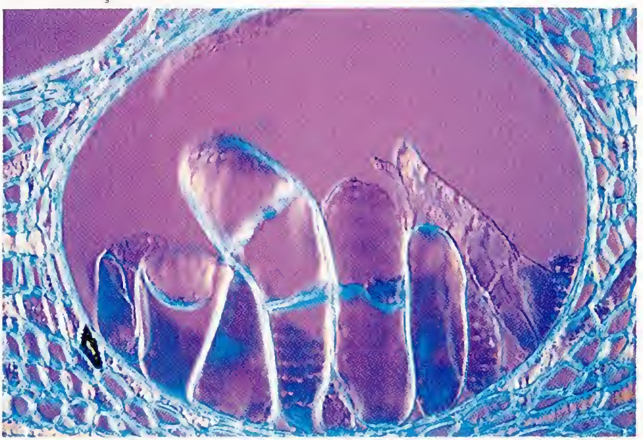
Les recherches de l'INRA en entomologie forestière couvrent nécessairement des domaines très variés que l'on peut schématiquement regrouper en quatre thèmes principaux :
- la biologie de base des insectes, où l'on étudie les cycles, le comportement, les rapports de l'insecte avec son environnement physique et avec d'éventuels organismes associés (champignons phytopathogènes ou insectes entomophages par exemple). Il s'agit de recherches entomologiques *stricto sensu*, menées parfois en collaboration avec la pathologie ;
- les relations entre les insectes et les arbres-hôtes : thème qui se rattache en fait au précédent, mais dont le développement est actuellement considérable. Il correspond d'une part à l'examen des capacités naturelles de résistance des arbres : attractivité des hôtes, mécanismes d'agression des ravageurs, coïncidences phénologiques, mécanismes de défense de l'hôte, adéquation de celui-ci au développement de l'insecte après l'attaque. Dans tous ces domaines, une collaboration étroite entre entomologistes, physiologistes et pathologistes est indispensable ;
- la détermination des structures spatiotemporelles et génétiques des populations d'insectes et l'échantillonnage de ces dernières, et d'autre part l'évaluation des impacts au niveau du peuplement forestier. Ces études doivent être menées en collaboration avec les sylviculteurs ;
- la prédisposition des arbres aux attaques : thème centré principalement sur l'arbre en liaison avec les facteurs d'affaiblissement mais auquel se rattachent aussi les phénomènes de succession de ravageurs. Actuellement peu développé, ce thème doit accorder une place prépondérante à la physiologie de l'hôte.

L'ensemble de ces recherches doit déboucher sur la connaissance des facteurs, liés à l'insecte, à l'arbre ou à leur environnement, qui gouvernent les fluctuations de population et l'apparition des pullulations, avec comme objectif appliqué, la gestion de la dynamique des populations de ravageurs. Ceci permettra, outre un suivi de ces dernières (surveillance et prévision), des interventions effectives à divers niveaux.

Les recherches menées à l'INRA sont réparties entre les pôles d'Orléans et d'Avignon. Des collaborations variées sont entretenues avec divers laboratoires français et étrangers (Europe, bassin méditerranéen et Amérique du Nord essentiellement). Les recherches se déroulent essentiellement en forêts "soumises" et concernent des ravageurs attaquant les différents organes aériens des feuillus ou des conifères. Elles portent actuellement sur :
- des insectes xylophages : les Scolytidae des conifères ;
- des insectes phyllophages : les tordeuses des chênes et des sapins, le diprion du pin, les processionnaires des conifères, les insectes déprédateurs des cèdres, les insectes des jeunes feuillus en plantation et des taillis à courte rotation ;
- des insectes ravageurs des cônes et des graines de conifères.

François Lieutier

Coupe transversale dans l'aubier de *Pinus monticola* après inoculation de *Ceratocystis clavigua*. En bleu : résine néoformée imprégnant les trachéides.
Photo : François Lieutier.



Pour en savoir plus :

A. Roques - Les insectes ravageurs des cônes et des graines de conifères en France. INRA, 1983, 136 p.

F. Lieutier, J. Levieux - Les relations conifères-Scolytides, importance et perspectives de recherches. Ann. Sci. For. 1985, 42, pp 359-370.

P. du Merle - Quelques problèmes de diagnostic posés par les insectes défoliateurs forestiers. Rev. For. Fr. 1988, n° spécial "Diagnostics en Forêt", pp. 118-123.

F. Lieutier, T. Faure, J. Garcia - Les attaques de scolytes et le dépérissement du pin sylvestre dans la région Provence-Côte-d'Azur. Rev. For. Fr. 1988, 40, pp. 224-232 (à titre d'exemple d'une épidémie).

P. du Merle, J.F. Cornic - Répartition, niveau de populations, et risques de pollulations de la tordeuse du sapin, *Choristoneura murinana* (*Lep. Tortricidae*), en France. Résultats d'une enquête par piégeage sexuel. Ann. Soc. Entomol. Fr. 1989, 25, pp. 265-288 (à titre d'exemple sur les défoliateurs).



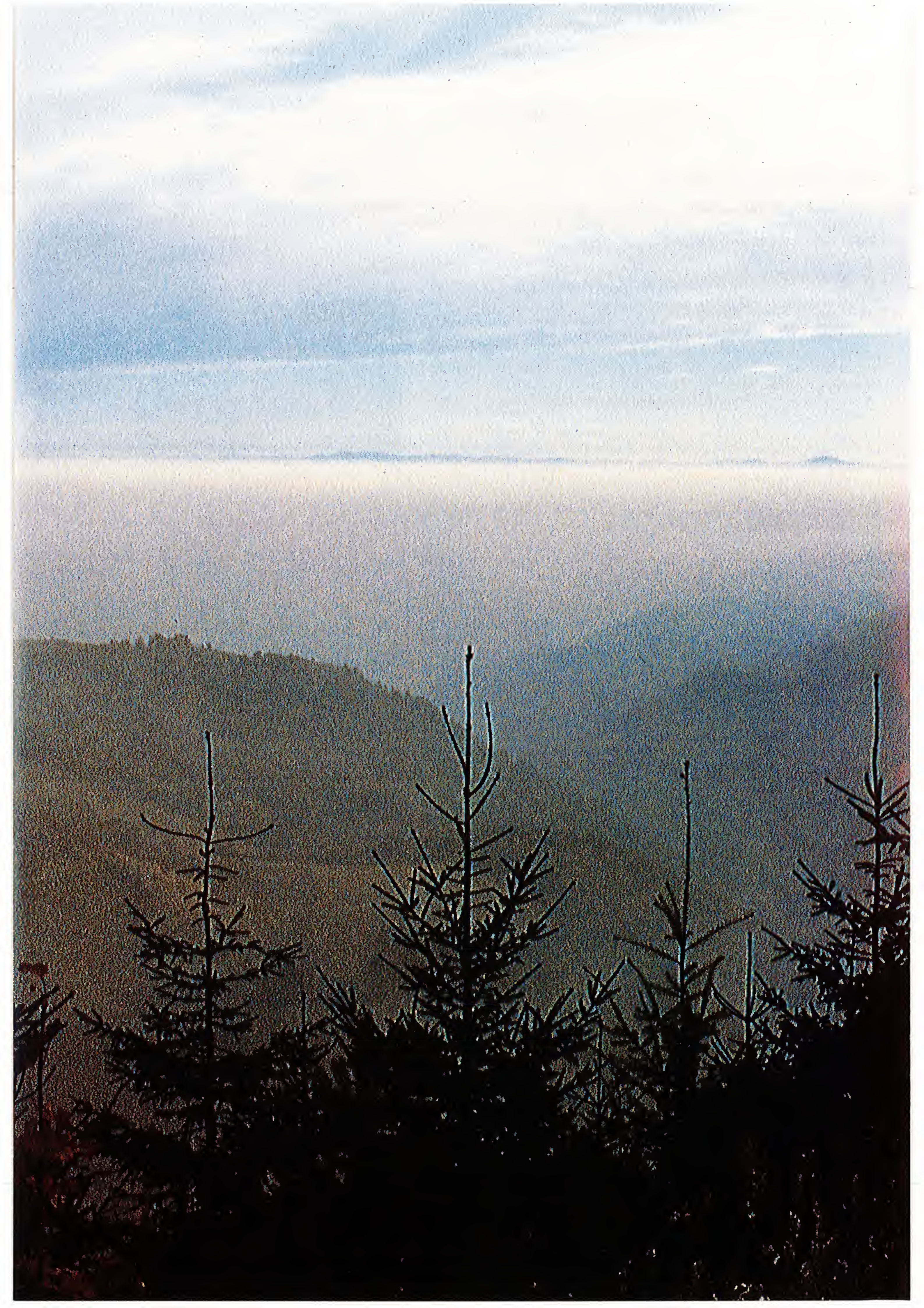
Ips sedentatus (scolytidae).
Photo : G. Janin.

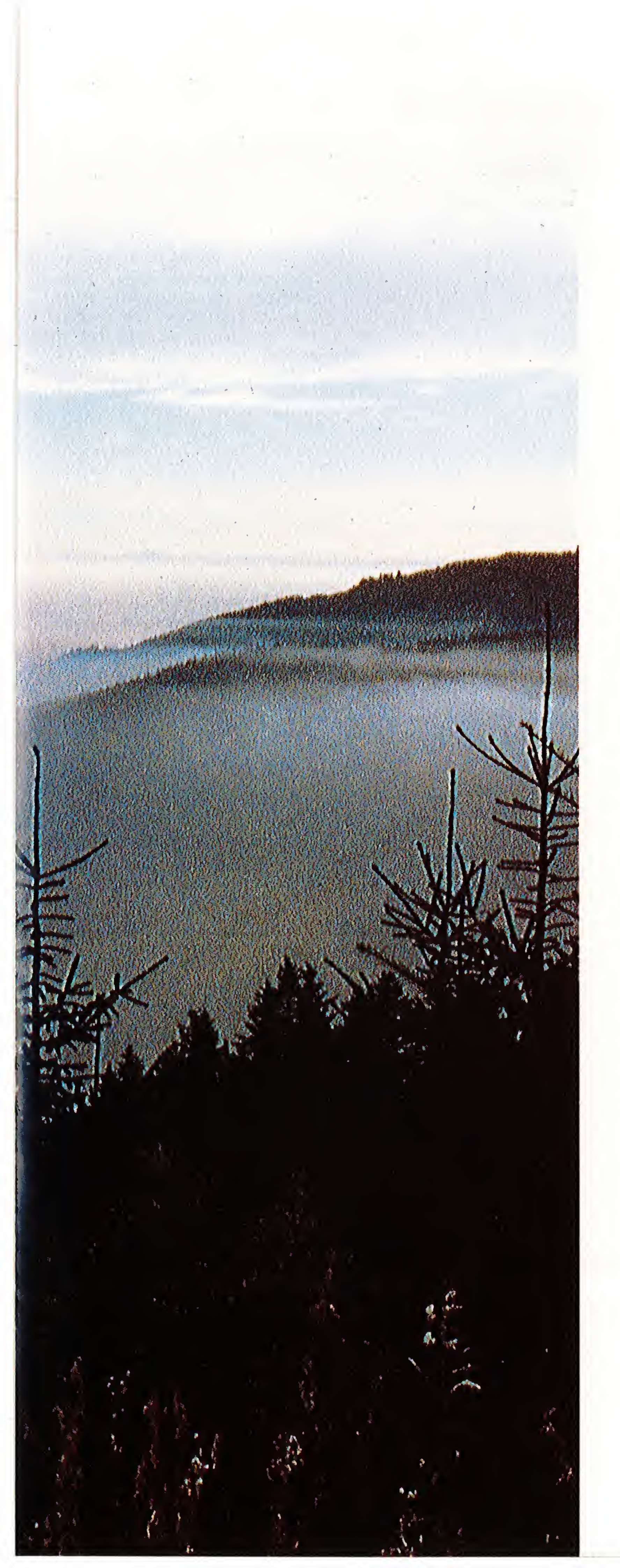


Diprion pini.
Photo : Jacqueline Nioré.



Dégâts de *Ips sedentatus.*
Photo : François Lieutier.





Dépérissement des forêts

On y voit plus clair

Sept années se sont écoulées depuis qu'on a signalé pour la première fois en France les symptômes du dépérissement des forêts tels qu'ils étaient déjà perçus depuis quelques années en Allemagne : perte de feuilles, jaunissement des aiguilles ; sept ans depuis que les chercheurs qui ont apporté leur concours au programme interministériel DEFORPA (dépérissement des forêts et pollution atmosphérique) se sont mis au travail, ont acquis nombre de résultats, pris connaissance des résultats étrangers et essayé d'ordonner toutes les données dans une vue cohérente du phénomène. Bien que le problème ne soit encore que partiellement défriché, on peut essayer de faire le point sur les causes probables du dépérissement.

Phénomène d'inversion de température au début de l'automne dans une vallée forestière assez dépérissante. Photo : M. Adrian.

Dépérissement des forêts

Sécheresse et manque d'eau



Gros plan de la cîme d'un épicéa adulte dépérissant pris depuis la tour d'observation du Donon. Photo : M. Adrian.

L'étude d'un échantillon de 1200 sapins des Vosges, choisis de manière aléatoire (en fait avant le dépérissement) a montré que la perte de feuilles (déficit foliaire) devait atteindre 30 % pour que la largeur des accroissements annuels du diamètre du tronc soit significativement réduite (M. Becker) [1]. Ces sapins fortement dépérissants ont commencé à se différencier des arbres sains bien avant que le dépérissement ne soit perçu, en fait depuis 1947-1949. Or, cette période coïncide à la fois avec le début de l'ère d'expansion industrielle, donc d'augmentation de la pollution atmosphérique, et avec une forte sécheresse. Le même groupe de sapins, différencié en plusieurs sous-populations sur la base de la largeur de l'aubier (proportionnelle à la masse foliaire) montre une divergence entre les accroissements de ces sous-populations qui commence juste après la grande sécheresse de 1921. L'ensemble des 1200 arbres montre par ailleurs que, à âge égal, la croissance des sapins des Vosges n'a pas diminué, au contraire, depuis le siècle dernier, malgré un "creux" très net d'une dizaine d'années de 1972 à 1982, coïncidant avec une période globalement très sèche et les quelques années qui l'ont suivie. Ainsi on peut considérer que, pour le sapin (et pour l'épicéa également), une bonne partie au moins des arbres actuellement défoliés, dépérissants, ne sont que ceux que les sécheresses passées ont le plus fortement affaiblis. Ceci est corroboré par la remarquable reprise de croissance de la majorité de la sapinière vosgienne à la faveur des années à bonne pluviométrie que nous avons connues de 1986 à 1988.

Des comparaisons précises entre peuplements, ainsi que l'examen général des conditions sylvicoles, montrent que des éclaircies insuffisantes ont amplifié l'effet du manque d'eau et que les arbres les plus résistants au dépérissement sont des arbres à houppier bien développé.

Il est donc tentant d'admettre que le dépérissement puisse n'être qu'un banal accident de sécheresse, un peu plus grave peut-être que d'autres qui l'ont précédé, et que, contrairement à l'hypothèse qui a été avancée au début, la pollution atmosphérique n'y participe pas. Ce serait conclure trop vite.



La pollution atmosphérique

En effet :

- le jaunissement des feuillages de résineux et de hêtre qui s'est brusquement développé à partir de 1983, et surtout en 1984 et 1985, n'avait été que rarement observé après la sécheresse de 1947-1949. Le jaunissement du sapin dans la région de Luchon, très accentué en 1983-1984, en régression aujourd'hui, avait débuté en 1960 et pourtant ni la sécheresse de 1959, ni celle de 1972, ni celle de 1976 n'avaient été intenses dans cette région ;
- le jaunissement coïncide généralement avec des sols pauvres en éléments nutritifs, ou à nutrition déséquilibrée, et s'accompagne toujours de fortes carences en magnésium dans les Vosges, le Massif Central ou en potassium dans les Pyrénées et probablement dans les Alpes et le Jura ;
- la généralité et la relative simultanéité des phénomènes de dépérissement en Europe et dans l'est de l'Amérique du nord plaident pour une cause plus générale que les épisodes de sécheresse, à l'échelle de l'hémisphère nord, bien que d'autres phénomènes climatiques (froid) ou parasitaires (attaques de défoliateurs) soient aussi invoqués.

Acidification des sols

Le rôle de la pollution atmosphérique paraît ainsi probable pour une partie au moins des phénomènes de dépérissement constatés, notamment les jaunissements, qui s'accordent tout à fait avec l'hypothèse d'un appauvrissement provoqué par la pollution acide sur des sols déjà pauvres ou déséquilibrés.

Plusieurs travaux allemands, suisses ou norvégiens ont en effet montré la réalité de l'acidification des sols depuis une vingtaine d'années, qui s'accom-

[1] Vitalité actuelle et passée de la forêt : le rôle majeur du climat, Michel Becker, Nancy -INRA-Mensuel n° 39, oct. 1988, p. 3.

Mesures du dépérissement

Le système d'appréciation proposé par l'Allemagne, repris par plus de vingt pays, repose sur l'estimation visuelle de la perte de feuilles ou d'aiguilles par rapport à un arbre "normal" ou "sain". De même procède-t-on à l'estimation de la proportion de feuillage présentant une coloration anormale. Cette méthode est évidemment critiquable : on pense bien sûr au manque de précision de l'estimation visuelle . Il s'est en fait avéré que celle-ci était meilleure que prévu. Mais le défaut principal est le suivant : on n'est pas capable de dire à partir de quel degré de défoliation un arbre doit être considéré comme malade. Un exemple pour illustrer ceci : lors des premières évaluations, les rapports suisse et allemand présentaient comme "atteints" les arbres ayant perdu plus de 10% du feuillage alors que le rapport français adoptait le seuil de 25 %.



Photo : Dominique Souse.

pagne de l'amenuisement des réserves du sol en magnésium, calcium et potassium échangeables. Dans un essai ancien de fertilisation dans les Vosges on a aussi établi que, dans les placettes témoins, le magnésium et le calcium échangeables avaient diminué depuis 1970.

Pluies et brouillards acides

D'autres travaux, assez nombreux, en Allemagne notamment, ont confirmé qu'une pluie ou un brouillard acides entraînent hors des feuilles sur lesquelles ils ruissellent divers éléments : magnésium, calcium, potassium, manganèse, zinc. Plus l'eau en contact avec les feuilles est acide, plus ces éléments sont entraînés en abondance. Il est prouvé également que, dans un sol suffisamment riche, l'arbre n'a aucune difficulté à remplacer les éléments perdus : le lessivage par l'eau acide n'a donc pas pour conséquence inéluctable un appauvrissement du tissu foliaire. Celui-ci ne survient qu'en sol pauvre, ou si les racines sont endommagées ou fonctionnent mal, à cause par exemple d'un effet toxique de l'aluminium, plus abondant en sol très acide, ou de la concurrence de microorganismes (hypothèse soulevée pour certains sols vosgiens).

On a également mis en évidence que, dans un air chargé, même modérément, en dioxyde de soufre (SO^2), et plus encore en SO^2 et ozone (O^3), le lessivage des éléments à partir du feuillage est augmenté.

Dans les conditions de pollution maintenant assez bien connues des Vosges, cet effet de SO^2 peut se produire en hiver, encore que les quelques

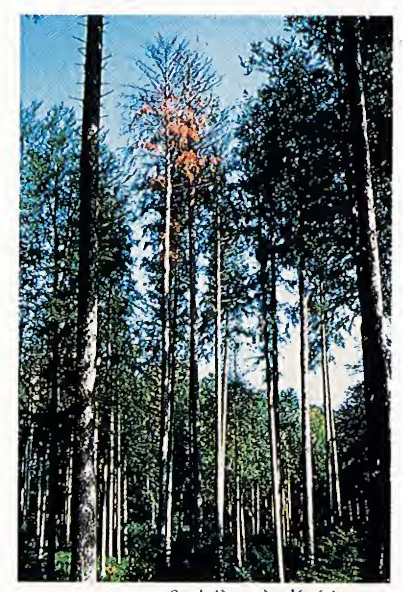
En France

En France, c'est dans les montagnes du nord-est
que les résineux sont les plus atteints mais on observe une
amélioration, plus spécialement dans le cas du sapin.
Très satisfaisant en 1985, l'état des résineux se détériore
légèrement dans le sud. L'état de santé des feuillus
est généralement meilleur. Une dégradation est cependant
observée pour le chêne dans plusieurs régions.
Le jaunissement présente des fluctuations interannuelles
fortes, avec pour le sapin et l'épicéa dans les Vosges par
exemple, un maximum en 1985. Ce symptôme, plus que
celui de perte de feuillage, a surpris et inquiété les forestiers,
car ils ne se rappellent pas l'avoir observé à une telle échelle.

Les véritables dépérissements (avec mort d'arbres) restent
rares : ils concernent principalement le sapin dans les Vosges
et dans le Jura. L'épicéa présente des jaunissements marqués
dans les Vosges et les Ardennes notamment.
En fait, des dommages significatifs et d'intensités relativement
comparables sont déplorés dans presque tous les massifs
montagneux de moyenne altitude sur substrat acide : Vosges,
Ardennes et Massif central plus localement, Forêt Noire,
Fichtelgebirge (nord est de la Bavière),
Harz (Sud Est de Hanovre).

Dépérissement des forêts

épisodes de forte concentration de ce gaz dans l'air ne surviennent que par vent d'est ou temps stable, donc plutôt entre les pluies. Quant à la co-concurrence de SO^2 et O^3 elle est extrêmement rare.


Sapinière très dépérissante.
Crête de montagne.
Photo : G. Levy.

Des carences minérales peuvent donc être engendrées par l'effet des dépôts acides humides (pluie, neige) ou occultes (brouillards) sur le sol et sur les feuillages, à condition que ces effets s'exercent sur des sols initialement très pauvres ou à fertilité déséquilibrée, ce qui explique bien que les jaunissements se soient développés dans certaines conditions édaphiques mais ne se soient pas généralisés. La pollution acide agirait donc comme un révélateur de conditions de sol défavorables et préexistantes qui ne s'exprimait pas auparavant : elle aggrave ces conditions défavorables et soustrait au feuillage des éléments que les racines ne peuvent extraire du sol qu'en quantité insuffisante.

La pollution par SO^2 peut renforcer l'effet de ces dépôts acides, probablement en provoquant au contact même de ces feuillages une genèse supplémentaire d'acide et peut-être aussi,à certains niveaux, en favorisant l'ouverture des stomates.

Ce qu'on explique encore très mal, c'est la brusquerie avec laquelle sont apparus les jaunissements et la rapidité de leur extension qui s'est produite en trois ans environ seulement, avant qu'ils ne se stabilisent au niveau actuel. On peut cependant, avec de plus en plus de vraisemblance, formuler l'hypothèse que les climats particuliers des années 1983 et 1984, avec des printemps extrêmement pluvieux précédant des étés très chauds et très secs, ont constitué le "facteur déclenchant" des jaunissements. En effet, les pluies abondantes ont pu appauvrir les sols en magnésium échangeable et, par ailleurs, un fort dessèchement du sol, réduire l'alimentation magnésienne dans les sols plus pauvres en profondeur qu'en surface (E. Dambrine, A. Granier) (cas des sols acides où la surface s'enrichit par rapport aux horizons profonds par le jeu des chutes de litières).

Effet toxique de l'ozone ou baisse de la photosynthèse ?

Un effet directement toxique de l'ozone, longtemps soupçonné à cause des teneurs relativement élevées observées dans l'air des Vosges et de la Forêt Noire, semble à l'heure actuelle moins facilement admis. En effet, les modifications biochimiques ou histologiques des aiguilles des résineux atteints par le jaunissement ne correspondent pas à celles que provoque l'ozone en conditions contrôlées : dans ce dernier cas on constate plutôt l'apparition de taches blanches sur toutes les aiguilles, y compris celles de l'année en cours, que le jaunissement des aiguilles plus anciennes ; le liber de la nervure de l'aiguille n'est pas collapsé ; la proportion carotène/chlorophylle est abaissée alors qu'elle reste constante chez les arbres dépérissants en conditions naturelles. Par contre, l'ozone peut jouer un rôle en provoquant une baisse de l'activité photosynthétique qui pourrait se répercuter par un moindre dynamisme des racines et une mycorhization déficiente. Si les niveaux d'été de l'ozone dans le massif vosgien sont parfois élevés (80 à 90 microgrammes par m^3 en moyenne pendant la saison de végétation, avec des pointes journalières à 150 et horaires à 200 microgrammes), cette baisse de photosynthèse ne semble pas toutefois être très forte puisque, d'après l'étude de la largeur des cernes des toutes dernières années, les sapins, sauf les plus endommagés, font preuve de très bons accroissements depuis 1983.

La baisse de photosynthèse serait, d'après certains résultats (D. Afif), plus accentuée en période sèche, et nettement plus forte en sol carencé qu'en sol riche.

Par ailleurs, en dehors de cette possible réduction de photosynthèse, l'ozone semble provoquer une sénescence précoce des aiguilles : à Montardon (Pyrénées-Atlantiques) les aiguilles de plants d'épicéa soumis à une pollution expérimentale par l'ozone en chambre à ciel ouvert, à des concentrations

identiques à celles qui sont mesurées dans les Vosges, a provoqué la chute des aiguilles de quatre ans, alors qu'elles devraient persister beaucoup plus longtemps (J. Bonte).

Enfin, tant SO^2 que O^3 peuvent réduire la résistance des espèces forestières au froid ou à la sécheresse.

En conclusion

Les causes les plus vraisemblables des dépérissements de forêts constatés depuis 1983 en France, surtout dans les Vosges, sont principalement de deux ordres :

- arrière-effet des sécheresses passées (1947-1949, 1959, 1972, 1976) ;
- dépôts acides ou potentiellement acides, humides (pluie, neige), occultes (brouillards) ou secs (SO^2, NO^x) qui provoquent un lessivage accru des éléments nutritifs à partir du feuillage et du sol. Lorsque cet effet s'exerce sur des arbres déjà en situation de déficience sur des roches-mères initialement pauvres, il aboutit à de véritables carences avec jaunissement, suivies éventuellement de pertes d'aiguilles. L'ozone pourrait renforcer l'effet de lessivage exercé par les dépôts acides. Un apport excessif d'azote par les pluies ou les dépôts d'aérosols sur les feuillages dans les régions soumises à de fortes pollutions d'origine industrielle ou agricole, est susceptible d'aggraver la situation à la fois en renforçant la charge acide imposée au sol et en déséquilibrant la nutrition. Des essais de fertilisation, mis en place dans les Vosges depuis 1985 (M. Bonneau, G. Landmann) et dans les Ardennes depuis 1980 (C. Nys), montrent d'ailleurs que la fertilisation calcique et magnésienne corrige efficacement le jaunissement, favorise l'élaboration d'un feuillage plus abondant et permet d'augmenter la production.

En dehors de ces deux causes principales, la pollution sous forme gazeuse a probablement des effets non négligeables, encore qu'insuffisamment connus : accroissement des effets des stress climatiques, froid ou sécheresse (SO^2, O^3), baisse de photosynthèse, particulièrement en période sèche et sur sols pauvres, et sénescence précoce du feuillage (O^3).

La sécheresse a pu agir partout. La pollution acide exerce ses effet principalement dans les montagnes granitiques ou gréseuses (Vosges, Massif Central). Dans les montagnes calcaires (Alpes du Nord et du Sud, Jura), on a probablement affaire aussi à l'effet du manque d'eau mais l'effet de l'ozone pourrait y jouer un rôle non négligeable à cause du climat ensoleillé et de sources proches de pollution.

Face à ce dépérissement qui, sans s'accentuer, persiste en certains endroits, tandis que la situation s'améliore ailleurs, que peut-on faire ? Dans les cas de jaunissement net, sur les sols acides très pauvres, la fertilisation peut certainement revitaliser les peuplements. Mais elle est coûteuse et souvent hors de prix pour un propriétaire privé ou une petite commune. Elle paraît cependant indispensable dans les sols pauvres si l'on veut restaurer la santé des peuplements fortement atteints de jaunissement. Ce remède, correctif à la fois aux causes naturelles et aux effets de l'activité humaine, ne se conçoit cependant que si, par ailleurs, on s'efforce de limiter les apports polluants par des mesures appropriées. Elles se mettent progressivement en place mais les efforts dans ce sens doivent être soutenus. L'exemple de l'année 1989 montre que les réductions de pollution acquises sont fragiles, un manque de potentiel de production électrique hydraulique ou nucléaire (encore un effet de la sécheresse !), un accroissement du parc automobile font à nouveau augmenter les émissions de polluants.

Une sylviculture attentive, avec des éclaircies suffisamment précoces et intenses constitue un autre moyen (qui ne dispense pas des précédents) de rendre les peuplements plus résistants.

Maurice Bonneau

Pour en savoir plus :

M. Bonneau, G. Landmann - De quoi la forêt est-elle malade ? La Recherche. 1988, 19, 205, pp. 1542-1553.

M. Becker, G. Levy - À propos du dépérissement des forêts : climat, sylviculture et vitalité de la sapinière vosgienne. Rev. For. Fr. 1988, 40, 5, pp. 345-358.

C. Nys, M. Adrian, L. Gelhaye, D. Gelhaye - Fertilisation, dépérissement et production de l'épicéa commun *(Picea abies)* dans les Ardennes. Rev. For. Fr. 1989, 41, 4, pp. 336-347.

M. Bonneau - Que sait-on maintenant des causes du "dépérissement des forêts ?". Rev. For. Fr. 1989, 41, 5, pp. 367-385.

M. Becker, G. Landmann, G. Levy - Silver fir decline in the Vosges mountains (France) : role of climate and silviculture. Water, Air, and Soil Pollution. 1989, 48, pp. 77-86.

Prévenir les incendies de forêts

En zone méditerranéenne

Les espaces naturels méditerranéens sont depuis fort longtemps parcourus par des incendies : 10 à 70 000 hectares de maquis, garrigues et forêts brûlent chaque année malgré les moyens considérables et les équipements maintenant mis en oeuvre. Leurs conséquences en termes écologiques, économiques et parfois en pertes de vies humaines sont considérables. Ces incendies doivent-ils être considérés comme une composante normale du fonctionnement de l'écosystème et donc comme une fatalité inéluctable, ou bien au contraire, peut-on espérer en limiter le développement et réduire ainsi leur coût social ?

Les recherches ont comme objectifs la prévention des incendies et la limitation du risque d'éclosion et de développement du feu.

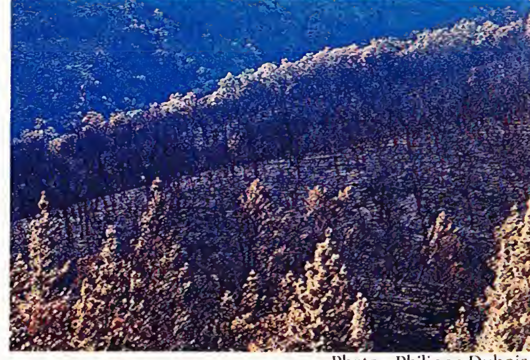


Photo : Philippe Dubois.

Photo : P. Delabraze.



Prévenir les incendies de forêts



Simulation de combustibilité en laboratoire.
Photo : J. Maréchal.

La forêt méditerranéenne représente un sixième du territoire forestier français, soit 4 % de la surface de la France. Elle est soumise à des conditions naturelles qui la rendent vulnérable : sécheresse estivale, chaleur, vents violents, sols ingrats, relief montagneux d'accès parfois difficile. À ces conditions immuables, s'ajoute l'afflux périodique d'une population citadine négligente ou encore insuffisamment avertie.

Des chercheurs de l'INRA en concertation ou en collaboration avec divers organismes, apportent leur contribution depuis de nombreuses années aux recherches pluridisciplinaires conduites pour la **prévention des risques d'incendies** et la **reconstitution de la forêt méditerranéenne** ; des résultats sont déjà passés à la pratique ; certaines études relèvent encore du laboratoire ou du terrain expérimental.



Col de Gratteloup
massif des Maures.
Photo : Philippe Dubois.

Des résultats

À l'aide de simulations en laboratoires ou sur place, il a été possible d'**étudier** et de **modéliser les phénomènes d'éclosion et de propagation** du feu sur différentes espèces végétales, sur les litières, dans des couverts végétaux variés. Des hiérarchies ont été établies entre espèces ou types de forêts pour leur plus ou moins grandes inflammabilité et combustibilité.

À titre d'exemples, on a démontré que la litière de chêne blanc est plus combustible que celle de pin parce qu'elle est moins dense ; ce qui infirme les idées reçues sur la prétendue plus grande combustibilité des cônifères ; un tapis d'aiguilles de pin ou d'herbes sèches constitue une zone privilégiée d'éclosion de l'incendie (inflammabilité), alors qu'une broussaille de romarin ou du seul chêne kermès rendent cette éclosion plus difficile.

Combustibilité et inflammabilité varient en outre dans l'année selon les conditions météorologiques, les réserves en eau du sol, le stade de développement des végétaux, la combinaison des différentes espèces.

Ces données ont été mises en relation au fil des années avec différents **moyens de prévenir les incendies** : élagages, débroussaillement mécanique ou chimique, brûlage contrôlé, pâturage. En relation avec différents intervenants, l'INRA a pu étudier l'intérêt et les modalités d'utilisation des différentes méthodes : par exemple, brûlage contrôlé des pare-feu en hiver, combinaison du brûlage et des produits phytocides débroussaillants, évaluation des temps de renouvellement des interventions...

Afin de limiter la formation de sous-bois et de broussailles, qui servent de relais à la propagation du feu, des études ont permis de choisir et de **sélectionner des espèces**

Pour en savoir plus :

• Pourquoi les forêts brûlent-elles ? INRA Mensuel n° 32, 1987, pp. 9-10.

• Yves Birot, Jean-Charles Valette, Bernard Hubert, "Vers une meilleure maîtrise de la prévention et du contrôle des incendies de forêt. INRA Rapport d'Activité 1987, pp. 177-181.

• Audiovisuel - "du pâturage en forêt au sylvopastoralisme", 1990, 47 minutes, produit par l'unité d'écodeveloppement Avignon ; réalisation : Stanislas Faure. Vidéo 3/4.
Contact : Bernard Hubert, INRA Avignon. Tél : (16) 90 31 60 00.

• "Espaces forestiers et incendies". Rev. For. Fr., n° spécial, janvier 1991.

d'arbres moins inflammables, limitant le développement de végétaux à leur pied, bien adaptées aux conditions écologiques, et susceptibles de produire du bois de qualité : douglas, sapin méditerranéen, cèdre, cyprès.

Une approche complexe

Le déplacement progressif des activités rurales traditionnelles vers d'autres zones a conduit à un paysage végétal homogène, très embroussaillé, donc très sensible à la destruction par le feu. Autrefois, le risque "feu" était généralement mieux contrôlé même si des feux catastrophiques se produisaient. Aujourd'hui, les équipements de défense ne suffisent pas à eux seuls, à la protection de ce territoire étendu. Une **combinaison de multiples activités** dans l'espace et dans le temps permettrait de retrouver un maillage efficace : foresterie, agriculture, élevage, chasse, tourisme... L'INRA qui a des connaissances sur ces trois premiers thèmes, mène actuellement, avec de nombreux partenaires, des opérations concrètes sur des périmètres en cours de réaménagement : mise au point d'élevage ovins et caprins originaux utilisant les espaces boisés et des ressources végétales diverses.

Ces démarches relèvent d'une **approche nouvelle**, tenant compte de la complexité des situations où élevage et utilisation d'espaces divers, plus ou moins boisés, sont associés dans un contexte économique, sociologique et écologique moderne.

Les recherches en cours :
- simulation et modélisation de la propagation du feu dans les couverts végétaux ;
- intégration des facteurs biologiques (inflammabilité, combustibilité des végétaux) dans les indices de risques d'éclosion et de propagation du feu ;
- impacts de traitements débroussaillants sur le milieu ;
- exigences écologiques des espèces de reboisement et adéquation au milieu ; sensibilité vis-à-vis des insectes ravageurs ;
- sélection et multiplication des variétés performantes ;
- croissance, productivité et mode de conduite des peuplements d'arbres ;
- le redéploiement des systèmes d'élevage vers une utilisation raisonnée de la diversité des espaces méditerranéens ;
- les bases d'une organisation des différentes activités concernées par une meilleure gestion de ces espaces marginalisés ;

... **avec de nombreux partenaires**, dont : le CNRS, le CEMAGREF, l'ONF, la Météorologie nationale... le Portugal, l'Espagne, le Canada, les États-Unis, la Pologne... avec des concours financiers de la CEE, du Ministère de l'Agriculture et de la Forêt, de l'Environnement, du Conseil régional...


Chèvre du Rove.
Photo : Michel Meuret.

Un exemple de réaménagement

Plusieurs opérations concrètes sont réalisées sur le terrain à différents niveaux d'échelle et d'organisation : parcelle, exploitation agricole, massif. On peut prendre l'exemple du réaménagement du **périmètre du pin maritime du Gard** dont 4.500 ha ont été brûlés en deux jours en septembre 1985.

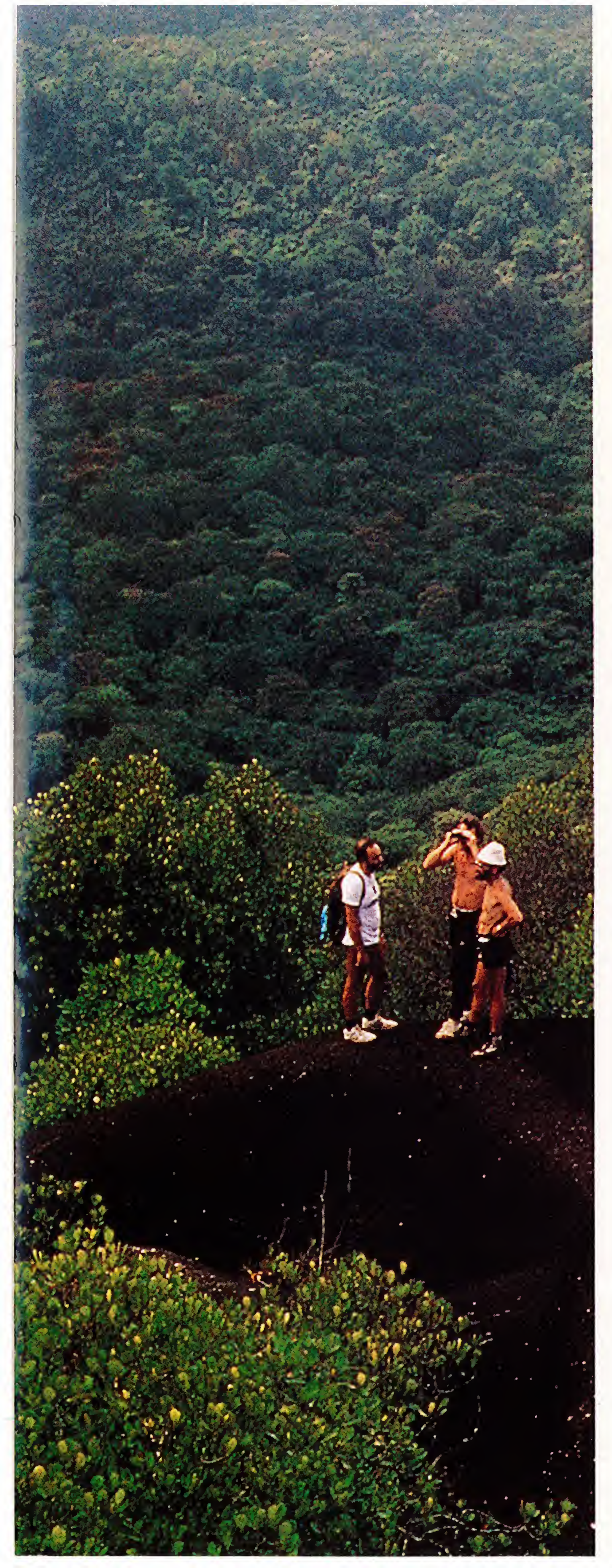
Le pin maritime a été introduit au XIXème siècle par les ingénieurs des mines pour produire des bois de mine. Ces peuplements forestiers s'étendent sur environ 20.000 ha ; en 1965, un des massifs a fait l'objet d'un aménagement pilote comme à la Gardiole de Montpellier et dans les Maures. La production de charbon n'intéressant plus les houillères, leurs propriétés ont été cédées à l'ONF il y a une dizaine d'années ; ce dernier tente de reprendre en main ces peuplements abandonnés et les surfaces occupées par des régénérations naturelles de pin maritime ; ce vaste espace a fait l'objet de plusieurs installations d'élevages ovin et caprin depuis une quinzaine d'années.

À la demande du Ministère de l'Agriculture un groupe de travail, animé par un chercheur INRA, a été constitué pour concevoir un réaménagement visant à rendre l'espace moins sensible au feu.

D'après *Yves Birot, Jean-Charles Valette, Bernard Hubert*


Pâturage du troupeau d'ovin sur le pare feu. Le berger doit laisser son troupeau parqué la nuit sur le pare feu sous la garde de chiens des Pyrénées.
Photo : M. Etienne.





Forêts tropicales humides

Sylviculture douce et enrichissement

Les forêts tropicales humides constituent des écosystèmes très complexes en raison notamment d'une très grande diversité spécifique : jusqu'à 300 espèces arborées à l'hectare en Guyane et de la structure irrégulière des peuplements : arbres de toutes tailles, vraisemblablement d'âges différents.

Forêt guyanaise.
Photo : Michel Pascal, T. Boujard, F. Meunier.

Forêts tropicales humides

L'exploitation de ces forêts se fait généralement par "cueillette" des plus beaux arbres des essences technologiquement les plus intéressantes. Ce prélèvement est très faible : 10 à 15 m^3 /ha en moyenne en forêt guyanaise par exemple, soit 3 % du volume sur pied. Cependant, outre la sélection à rebours ainsi opérée, cette pratique favorise dans les trouées créées par l'exploitation, l'installation par régénération naturelle d'espèces "héliophiles"[1] peu intéressantes au plan économique. Cette méthode n'est pas en soi destructive du milieu forestier, mais dangereuse à terme par "secondarisation"[2] et appauvrissement de la forêt et, surtout, elle est peu rentable du fait du coût élevé d'établissement des infrastructures routières pour le débardage et le transport qui seront ensuite abandonnées une fois la zone "écrémée".

[1] Une plante héliophile ou "plante de lumière" présente une croissance maximale sous de forts éclairements et ne tolère pas l'ombre d'autres individus.

[2] On appelle forêt "secondaire" une forêt perturbée par l'action humaine par opposition à la forêt naturelle ou "primaire". Cette dernière est caractérisée par une forte proportion d'espèces "sciaphiles" ou espèces d'ombre.

Bien plus grave est la disparition progressive des forêts tropicales : de 11 millions ha/an dans les années 80, le rythme annuel de la déforestation serait désormais passé à près de 17 millions d'ha (soit 7 pour les seules forêts denses). Cette **destruction irréversible** et réellement catastrophique d'écosystèmes souvent fragiles n'est pas en rapport direct avec l'exploitation forestière sinon qu'elle utilise parfois les voies de pénétration créées par elle, mais liée à d'autres formes bien plus agressives de l'aménagement et de l'utilisation de l'espace : agriculture itinérante, élevage extensif, exploitation minière, hydroélectricité, ...



Forêt primaire de Guyane.
Photo : M. Pascal, T. Boujard, F. Meunier.

Une protection intégrale des écosystèmes forestiers n'est ni réaliste, ni souhaitable dans des pays soucieux de développement et pour lesquels la forêt et la filière bois peuvent constituer un atout économique. À coté des plantations forestières sur coupe rase, qui ont leurs propres limites : coût élevé, impossibilité de cultiver certaines espèces, parfois pertes de fertilité irréversibles après coupe rase, ne peut-on imaginer un aménagement et une gestion des forêts tropicales, par une **sylviculture douce**, "extensive", applicable sur de grandes surfaces ? Tel est l'enjeu du programme de recherches conduit par l'INRA en Guadeloupe et en Guyane.

Recherches entreprises

Elles ont pour objet d'étudier en vue de leur contrôle par la sylviculture, les mécanismes et la dynamique des régénérations naturelles, en se fondant sur des dispositifs expérimentaux gérés en commun avec le département forêt (centre technique forestier tropical) du CIRAD en Guyane et l'office national des forêts en Guadeloupe. Elles sont conduites également en liaison avec des partenaires de la région (Brésil, Costa Rica, ...). En Guyane par exemple, le dispositif de Paracou permet de tester sur 75 ha quatre modalités sylvicoles : intensités différentes dans l'exploitation d'essences commerciales combinées ou non avec l'élimination par voie chimique des arbres d'essences secondaires, afin de favoriser la croissance des essences précieuses restantes (étude réalisée par le CTFT) et l'enrichissement du peuplement par régénération naturelle préférentielle des essences précieuses. L'INRA s'intéresse plus particulièrement à cette phase juvénile de la vie du peuplement et notamment aux points suivants :

- démographie et dynamique de la croissance de semis d'espèces précieuses ; relation avec les facteurs du milieu (éclairement, alimentation hydrique, nature des humus,...) ;
- étude écophysiologique en milieu contrôlé des exigences en eau et en lumière de semis d'essences précieuses et étude du comportement en plantations de jeunes arbres (photosynthèse, transpiration) face à des stress (hydrique).



Guyane : berges du fleuve Maroni.
Photo : R. Huc.

Les résultats obtenus à ce niveau permettront d'interpréter les observations effectuées sur le dispositif en forêt et dans une certaine mesure de prévoir la réponse des composantes du peuplement à différentes interventions sylvicoles.

Les résultats acquis à ce jour en Guadeloupe et en Guyane, mais aussi en Afrique par le CIRAD, sont encourageants. Ils laissent à penser qu'un **aménagement permanent** de peuplements naturels forestiers est possible, autorisant une exploitation raisonnée à **périodicité régulière**, tout en maintenant voire en "enrichissant" l'écosystème.

Michel Bariteau

Pour en savoir plus :

M. Bariteau, J. Geoffroy - Sylviculture et régénération naturelle en forêt guyanaise - Rev. For. Fr. , vol XLI, n°4, 1989, pp 309-323.